



**Doctorat ParisTech**

**T H È S E**

pour obtenir le grade de docteur délivré par

**L'Institut des Sciences et Industries  
du Vivant et de l'Environnement**

**(AgroParisTech)**

**Spécialité : Agronomie**

*soutenue publiquement par*

**Perrine TABARANT**

**le 13 avril 2011**

***EFFETS D'APPORT DE MATIERES ORGANIQUES SUR LE  
CONTROLE BIOLOGIQUE DES NEMATODES PARASITES DU  
BANANIER EN GUADELOUPE***

Directeur de thèse : **Jean ROGER-ESTRADE**

Co-encadrement de la thèse : **Marc DOREL et Jean-Michel RISEDE**

Travail réalisé au **CIRAD UPR « Systèmes de culture bananes, plantains et ananas,**  
**Neufchâteau, Sainte-Marie, 97130 Capesterre-Belle-Eau**

**Jury**

**Jane LECOMTE**, Professeur d'Ecologie, Université Paris-Sud 11

**Jacques CANEILL**, Professeur d'Agronomie, AgroSup Dijon

**Stéphane SAJ**, Enseignant-Chercheur en Agronomie, Groupe ISA Lille

**Patrick VILLEMIN**, Ingénieur, SITA-Verde

**Marc DOREL**, Chercheur en Agronomie, CIRAD

**Jean-Michel RISEDE**, Chercheur en Phytopathologie, CIRAD

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Examineur

Examineur

Examineur

***Effets d'apport de matières organiques sur le contrôle biologique des nématodes parasites du bananier en Guadeloupe.***

**Résumé**

Aux Antilles, dans les plantations de bananes en monoculture mécanisée, l'un des principaux problèmes à résoudre est le contrôle des populations de nématodes phytoparasites. Dans cette thèse, les effets d'apports de différentes matières organiques (MO), brutes ou compostées, sur la régulation biologique des nématodes ont été étudiés, cet effet supprimeur ayant déjà été montré sur d'autres cultures.

L'analyse de la littérature sur le sujet montre que les effets d'un apport de MO sur les populations de nématodes phytoparasites et sur leurs dégâts sont complexes et varient fortement en fonction de la nature biochimique du produit et de l'espèce de nématode. Ainsi, les matières organiques qui libèrent beaucoup d'azote minéral en se décomposant favorisent la croissance des racines, ce qui peut augmenter la ressource alimentaire des nématodes phytoparasites et/ou la tolérance des plantes à leurs attaques. La décomposition des matières apportées peut libérer des composés nématotoxiques. Enfin, l'apport de carbone peut entraîner une diversification des communautés de nématodes, une complexification des réseaux trophiques et, par la suite, favoriser la régulation biologique des nématodes phytoparasites par les espèces appartenant aux niveaux trophiques supérieurs et par la microflore. Nous avons, par une étude fine de la structure des communautés de nématodes et le suivi de la croissance des jeunes plants de bananier, cherché à évaluer l'induction de la régulation biologique des nématodes parasites du bananier dans une sole bananière par un apport de MO, au moyen de deux expérimentations en pots conduites pendant 13 semaines. Les MO testées étaient quatre MO brutes et quatre MO compostées.

L'expérience sur les MO brutes a montré que trois des quatre MO (bagasse, écumes de sucrerie et déchets verts) ont entraîné une diminution des populations de nématodes parasites dans les racines du bananier, l'intensité de cette régulation dépendant de l'espèce. En revanche, le quatrième type de MO, des boues de station d'épuration, n'a pas permis de diminuer la pression parasitaire. Les différences de croissance des systèmes racinaires n'ont pas été un facteur explicatif des régulations observées et les meilleures conditions de croissance observées n'ont pas réduit les impacts des nématodes phytoparasites sur les racines. Seules les écumes de sucrerie ont entraîné un impact positif global sur la plante, en diminuant la pression parasitaire tout en augmentant sa croissance. La bagasse et les déchets verts, principalement composés de lignines et de cellulose, ont entraîné une modification significative de la structure des communautés de nématodes, avec un fort accroissement des populations de nématodes fongivores et, avec la bagasse, de nématodes carnivores.

L'expérience en pot sur les MO compostées a montré que les trois composts commerciaux produits par SITA Verde (Biogwa<sup>®</sup>, Ecogwa B<sup>®</sup>, Ecogwa D<sup>®</sup>) et l'amendement organique commercial Vegethumus<sup>®</sup> (de Phallipou-Frayssinet) avaient engendré une diminution du parasitisme et que ce contrôle dépendait de l'espèce de nématodes phytoparasites. Dans cet essai, le contrôle des nématodes parasites du bananier est apparu lié à la biomasse racinaire totale des bananiers. L'apport des composts Ecogwa D<sup>®</sup> et Vegethumus<sup>®</sup> a augmenté la taille des populations de nématodes microbivores, mais seul Vegethumus<sup>®</sup> a accru la voie de décomposition fongique. Les composts Biogwa<sup>®</sup> et Ecogwa B<sup>®</sup> ont, quant à eux, augmenté la croissance végétale comparé au témoin. Les mécanismes de régulation dans ces deux essais n'ont pas été clairement identifiés et sont discutés.

Enfin, une expérience au champ a été menée, dans laquelle on a étudié la répartition spatiale des nématodes et les effets de la structure du sol sur la structure des communautés de nématodes dans le sol et les racines, en comparant deux situations, avec et sans apport de compost. Aucun effet de la structure du sol sur les nématodes phytoparasites dans les racines et dans le sol n'a été mis en évidence. Nos résultats suggèrent que d'autres facteurs interviennent, comme l'activité rhizogénique et la composition spécifique des nématodes phytoparasites. Au contraire, en ce qui concerne les nématodes « libres » dans le sol, la structure du sol, la profondeur et l'apport de compost ont été des déterminants importants de la structure de leur communauté et du fonctionnement du réseau trophique. L'apport de compost a induit un accroissement des

populations de nématodes et cet essai a montré que la limitation du tassement du sol était favorable au développement des populations de nématodes omnivores et carnivores. Les familles de nématodes « libres » ont présenté une répartition spatiale qui varie fortement avec la profondeur dans le profil du sol. En surface, *i.e.* là où se trouve la matière organique et dans la partie du sol la plus perturbée, les nématodes microbivores (qui sont majoritairement r-stratégistes) se sont préférentiellement développés. En profondeur, ce sont les nématodes carnivores et omnivores (K-stratégistes), qui se sont le plus multipliés, probablement car le milieu est mieux protégé en profondeur des stress extérieurs (tassement, travail du sol, variations climatiques).

Les résultats présentés dans ce travail sont encourageants pour la mise au point de méthodes de contrôle biologique des nématodes parasites du bananier en apportant des MO, brutes ou compostées, au sol.

**Mots-clefs :** nématodes, nématofaune, contrôle biologique, bananier, *Musa*, amendements organiques, compost, guildes fonctionnelles, réseau trophique, parasitisme

*Effects of organic material inputs on the biological control of banana parasitic nematodes in Guadeloupe (F.W.I.)*

**Abstract**

In French West Indies, banana crops are generally managed as an intensive mechanized monoculture, and one of main problems to solve is the control of plant-parasitic nematodes. In this study, the effects of the input of different organic materials, gross or composted, on the biological control of nematodes were investigated.

The analyze of the literature showed that the effects of an organic material input on plant-parasitic nematode populations and on their damage on the plant are complex and vary highly according to the biochemical characteristics of the products and the plant-parasitic nematode species. Thus, organic materials that release great amounts of mineral nitrogen during their decomposition promote root growth, which increases the feeding resource for plant-parasitic nematodes and/or plant tolerance to their attacks. Organic material decomposition can also release nematotoxic chemical compounds. Lastly, carbon input can lead to nematode community diversification, soil food web complexification, and, as a result, favoring the biological control of plant-parasitic nematodes by top predators or microflora. We evaluated the induction of the biological control of banana parasitic nematodes by an organic input, using soil nematofauna analyses and measuring the growth of young banana plants. We thus conducted two pot experimentations during 13 weeks. The organic materials tested were four raw and four composted organic materials that were locally available.

The raw organic materials trial showed that three amongst the four amendments (sugarcane bagasse, sugarcane refinery sludge and plant residues) led to a decrease of parasitic nematode populations within banana roots, the control efficiency depending on nematode species. In contrast, the fourth type of organic material, sewage sludge, did not induce the decrease of the

parasitic pressure. Changes in root growth were not an explanatory factor and the better soil conditions for plant growth did not reduce the impact of plant-parasitic nematode. Only sugarcane refinery sludge engendered overall positive effect on the banana plant, decreasing parasitic pressure and enhancing plant growth. Sugarcane bagasse and plant residues, mainly composed of lignins and cellulose, led to significant changes in nematode community structure, increasing fungivorous nematode populations and, only after bagasse supply, those of carnivorous nematodes.

The compost trial showed that the three commercial composts produced by SITA Verde (Biogwa<sup>®</sup>, Ecogwa B<sup>®</sup>, and Ecogwa D<sup>®</sup>) and the commercial organic amendment Vegethumus<sup>®</sup> (Phallipou-Frayssinet) induced a decrease of plant-parasitic nematode populations and that this control depended on banana parasitic nematode species. In this trial, the control of banana parasitic nematodes was linked to overall biomass of banana root system. The input of Ecogwa D<sup>®</sup> and Vegethumus<sup>®</sup> composts boosted microbivorous nematode populations, but only Vegethumus<sup>®</sup> favored the fungal decomposition pathway. The composts Biogwa<sup>®</sup> and Ecogwa B<sup>®</sup> increased plant growth compared to the control. The control mechanisms were not clearly identified in these two trials and are discussed.

Last, a field trial was conducted, in which the spatial heterogeneity of nematode communities in soil and within banana roots, and the effects of soil structure on soil nematodes were studied, with and without compost. No effect of soil structure on banana parasitic nematodes was found in soil and within the roots. Our results suggest the influence of other factors, especially the rhizogenic activity and the specific composition of plant-parasitic nematodes community. On the contrary, regarding the soil free-living nematodes, soil structure, soil depth and compost supply were significant factors of the community structure and the food web function. The compost input induced an increase of nematofauna abundance. The limitation of soil compaction was favorable to carnivorous and omnivorous nematodes. The free-living nematode families exhibited spatial heterogeneity related to soil depth. In surface, where the organic matter accumulates and the soil disturbance is the greatest, the microbivorous nematodes (mainly r-strategists) developed preferentially. More deeply, omnivorous and carnivorous nematodes (K-strategists) multiplied, probably because this is a more buffered and protected (from soil compaction, climatic stresses, abiotic factors) area.

The results presented in this work are encouraging for developing methods for the biological control of banana parasitic nematodes based on the supply of organic materials, raw or composted.

**Key words:** nematodes, nematofauna, biological control, banana, *Musa*, organic amendments, functional guild, compost, soil food web, parasitism

## **Avant-propos**

Cette thèse a été financée en partie à l'aide d'une convention CIFRE avec l'entreprise de valorisation des déchets présente aux Antilles françaises SITA-Verde.



## Remerciements

En premier lieu, je tiens sincèrement à remercier Jean Roger-Estrade d'avoir bien voulu diriger cette thèse. Je souhaite lui témoigner ma reconnaissance pour son esprit critique, son ouverture d'esprit et ses conseils. Ses interventions ont toujours été formatrices et d'une grande aide pour moi.

Je voudrais remercier particulièrement Patrick Villemin, qui a été le porteur de ce projet à Verde et qui a toujours soutenu ce travail quelles que soient les conditions.

Cette thèse a également été encadrée par Marc Dorel et Jean-Michel Risède au CIRAD Guadeloupe qui m'a accueilli pendant trois ans dans ses murs. Je les remercie pour leur présence et la liberté qu'ils m'ont accordée.

Je remercie vivement Cécile Villenave pour la formation sur la reconnaissance des nématodes du sol qu'elle a bien voulu me donner. Ses conseils et son expérience ont été déterminants pour l'aboutissement de cette thèse.

J'aimerais aussi remercier les autres membres de mon comité de thèse, qui m'ont soutenu et conseillé pendant ces trois ans. Je remercie Laurent Thuriès pour son aide et ses conseils avisés. Je tiens à remercier particulièrement Paula Fernandes pour son soutien et ses conseils.

J'aimerais également remercier Gaëlle Damour pour ses conseils et discussions scientifiques/doctorantes/et autres qui m'ont bien aidée.

Cette thèse a été possible grâce au travail de nombreux techniciens et ouvriers que je tiens à remercier. Marise Tobal et Kelly Lakhia ont réalisé les éluviations et les extractions de nématodes dans les racines. Mylène Ramassamy a été « multidisciplinaire ». Steewy Lakhia, Christina Racel, Dimitri Ramdaya et Colbert Behary ont été d'une aide précieuse au champ comme en serre. J'en oublie certainement, j'espère qu'ils ne m'en tiendront pas rigueur.

Enfin, je voudrais témoigner ma reconnaissance à ma famille et mes amis qui m'ont soutenu pendant ces trois ans, et qui ont cru à mon travail. Je profite de cette tribune libre pour dire à quel point mes parents et mon compagnon ont été importants.

# Table des matières

<b>INTRODUCTION</b>	<b>15</b>
<b>CHAPITRE 1: EFFETS DE QUATRE MATIÈRES ORGANIQUES BRUTES SUR LE CONTRÔLE DES NÉMATODES PARASITES DU BANANIER ET SUR LES COMMUNAUTÉS DE NÉMATODES DANS LE SOL : ESSAI EN MICROCOSME</b>	<b>44</b>
PARTIE 1: EFFECTS OF ORGANIC AMENDMENTS ON PLANT-PARASITIC NEMATODE POPULATIONS, ROOT DAMAGE AND BANANA PLANT GROWTH	
GROWTH	45
1.1.1. Abstract	45
1.1.2. Introduction	45
1.1.3. Materials and methods	47
1.1.3.1. Soil, plant material, and organic amendments	47
1.1.3.2. Experimental design	48
1.1.3.3. Soil mineral and microbial nitrogen	48
1.1.3.4. Plant growth and banana N content	48
1.1.3.5. Banana available N	49
1.1.3.6. Plant-parasitic nematodes and root necrosis analysis	49
1.1.3.7. Statistical analysis	50
1.1.4. Results	50
1.1.4.1. Changes in soil microbial N and mineral N	50
1.1.4.2. Banana growth and plant-parasitic nematodes	51
1.1.4.3. Root necrosis	53
1.1.5. Discussion	54
1.1.5.1. Nitrogen dynamics and banana plant growth	54
1.1.5.2. Nematode regulation and parasitism impacts on banana plants	55
PARTIE 2: EFFECTS OF DIFFERENT ORGANIC AMENDMENTS ON BANANA PARASITIC AND SOIL NEMATODE COMMUNITIES	58
1.2.1. Abstract	58
1.2.2. Introduction	58
1.2.3. Materials and methods	60
1.2.3.1. Soil, plant material, and organic amendments	60

1.2.3.2. Experimental design	61
1.2.3.3. Chemical and biochemical characterization of the amendments and $\text{N-NH}_4^+$ in soil	61
1.2.3.4. Nematodes in roots	62
1.2.3.5. Nematodes in soil	62
1.2.3.6. Nematode community index	63
1.2.3.7. Statistical analysis	64
<b>1.2.4. Results</b>	<b>64</b>
1.2.4.1. Main chemical and organic components of the four amendments	64
1.2.4.2. Plant-parasitic nematodes in banana roots	65
1.2.4.3. Soil nematode community composition	66
1.2.4.4. Nematofauna indices	69
<b>1.2.5. Discussion</b>	<b>70</b>
1.2.5.1. Suppression of plant-parasitic nematodes in roots and characteristics of the organic amendments	70
1.2.5.2. Impacts of amendments on soil nematode community structure	71
1.2.5.3. Mechanisms of plant-parasitic nematode suppression	73
<b>1.2.6. Conclusion</b>	<b>75</b>

## **CHAPITRE 2: EFFECTS OF COMPOSTS ON BANANA GROWTH, PLANT-PARASITIC NEMATODE POPULATIONS, AND SOIL NEMATODE FOOD WEB** **79**

<b>2.1. Abstract</b>	<b>79</b>
<b>2.2. Introduction</b>	<b>80</b>
<b>2.3. Materials and methods</b>	<b>82</b>
2.3.1. Trial location, experimental design and pot management	82
2.3.2. Chemical and biochemical characterization of the amendments	82
2.3.3. Soil sampling	83
2.3.4. Plant growth and available mineral N in the pots	83
2.3.5. Soil microbial biomass	83
2.3.6. Nematode extraction and identification in the roots	84
2.3.7. Nematode extraction and identification in soil	84
2.3.8. Statistical analysis	85
<b>2.4. Results</b>	<b>85</b>
2.4.1. Chemical and biochemical characteristics of amendments	85
2.4.2. Changes in plant growth with treatments	86
2.4.3. Plant growth and plant-parasitic nematodes in the roots	87
2.4.4. Microbial biomass and nematode community structure in soil	91
<b>2.5. Discussion</b>	<b>97</b>
2.5.1. Effects of composts on plant-parasitic nematode control	97
2.5.1.1. Effects of composts on the quantity of root resources	98

2.5.1.2. Compost effects on the size of populations of banana parasitic nematodes	98
2.5.1.3. Compost effects on specific composition of plant-parasitic nematodes in the roots	100
2.5.2. Compost effects on soil nematode communities	100
2.5.2.1. Direct effects of organic material application on nematode community structure	100
2.5.2.2. Changes in nematode food web structure	101

### CHAPITRE 3 : VARIABILITÉ SPATIALE ET EFFET DE LA STRUCTURE DU SOL SUR LES POPULATIONS DE NÉMATODES PARASITES DU BANANIER ET LES COMMUNAUTÉS DE NÉMATODES DANS LE SOL À L'ÉCHELLE DU PROFIL

#### CULTURAL 107

3.1. Introduction	107
3.2. Matériel et méthodes	109
3.2.1. Site expérimental et mise en place de l'essai	109
3.2.2. Description des profils culturaux et échantillonnage	110
3.2.3. Densité, nécrose et diamètre des racines	111
3.2.4. Nématodes dans les racines et dans le sol	112
3.2.5. Variables descriptives de la structure du sol et de la matière organique	114
3.2.6. Analyses statistiques	115
3.2.6.1. Statistiques inférentielles	115
3.2.6.2. Analyses en composantes principales	115
3.2.6.3. Analyses de co-inertie	116
3.3. Résultats	116
3.3.1. Caractéristiques structurales et spatiales des profils	116
3.3.1.1. Description morphologique des profils	116
3.3.1.2. Analyse des profils	117
3.3.1.3. Densité et diamètre des racines	119
3.3.2. Nématodes phytoparasites et nécroses	121
3.3.2.1. Variabilité spatiale du taux de nécrose et de la densité des nématodes phytoparasites dans les racines	121
3.3.2.2. Structure des populations de nématodes phytoparasites dans les racines	126
3.3.3. Variabilité spatiale des communautés de nématodes dans le sol	128
3.3.3.1. Structure taxonomique des nématodes phytoparasites dans le sol	128
3.3.3.2. Structure taxonomique des nématodes « libres » dans le sol	130
3.3.4. Variabilité des indices nématologiques	132
3.3.5. Relation sol-nématodes	134
3.3.5.1. Analyse de co-inertie entre les nématodes phytoparasites dans les racines et les variables du milieu	134
3.3.5.2. Analyse de co-inertie entre les nématodes phytoparasites dans le sol et les variables du milieu	134
3.3.5.3. Analyse de co-inertie des taxons de nématodes « libres » du sol et des variables du milieu	134
3.4. Discussion	137

3.4.1. Effets de la variabilité de la structure du sol et de l'apport de compost sur la composition et la structure des communautés de nématodes	137
3.4.1.1. Effet de la structure du sol	138
3.4.1.2. Effet de l'apport de compost	139
3.4.2. Effets de la variabilité spatiale des ressources sur la composition et la structure des communautés de nématodes	140
3.4.2.1. Effets sur les nématodes phytoparasites dans les racines et dans le sol	140
3.4.2.2. Effets sur les nématodes « libres » dans le sol et sur le fonctionnement du réseau trophique des nématodes	142
<b>CONCLUSION GÉNÉRALE</b>	<b>145</b>
4.1. <i>Principaux résultats acquis au cours de la thèse et limites de ce travail</i>	145
4.1.1. Effet des apports de matières organiques brutes et compostées sur le contrôle biologique des populations de nématodes	145
4.1.2. Mécanismes mis en jeu dans les contrôles observés.	150
4.1.3. Paramètres du milieu qui structurent la répartition des nématodes « libres » et parasites dans le sol, à l'échelle du profil cultural	152
4.2. <i>Perspectives de recherche</i>	153
<b>RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES</b>	<b>156</b>

# Introduction

## Introduction

La banane-dessert occupe le premier rang de la production fruitière mondiale, avec un peu plus de 106 millions de tonnes produites annuellement (Lescot, 2006) dont près de 13 millions pour l'exportation<sup>1</sup>. La culture de bananes pour l'exportation est l'une des productions agricoles en milieu tropical parmi les plus gourmandes en intrants (Houdart, 2005). Jusqu'ici protégée par un accord avec l'Europe, la filière antillaise qui doit résister à la prochaine libéralisation des échanges, entend y parvenir par l'élaboration de fruits de qualité produits à partir de pratiques culturales qui soient les plus respectueuses possibles de l'environnement. Le développement de méthodes biologiques pour lutter contre les nématodes, l'un des principaux problèmes phytosanitaires à résoudre (avec les cercosporioses et la lutte contre le charançon), est un défi majeur de cette amélioration de la conduite culturale. L'impact économique des nématodes phytoparasites sur bananier est important puisque le rendement de la culture est en moyenne diminué de 20% (Sasser, 1989). Mais ces impacts pourraient être sous-estimés, certaines études ayant montré que les rendements pouvaient être augmentés de 5% à 267% grâce à l'utilisation de nématicides (Gowen et Quénéhervé, 1990).

### **Les nématodes phytoparasites du bananier.**

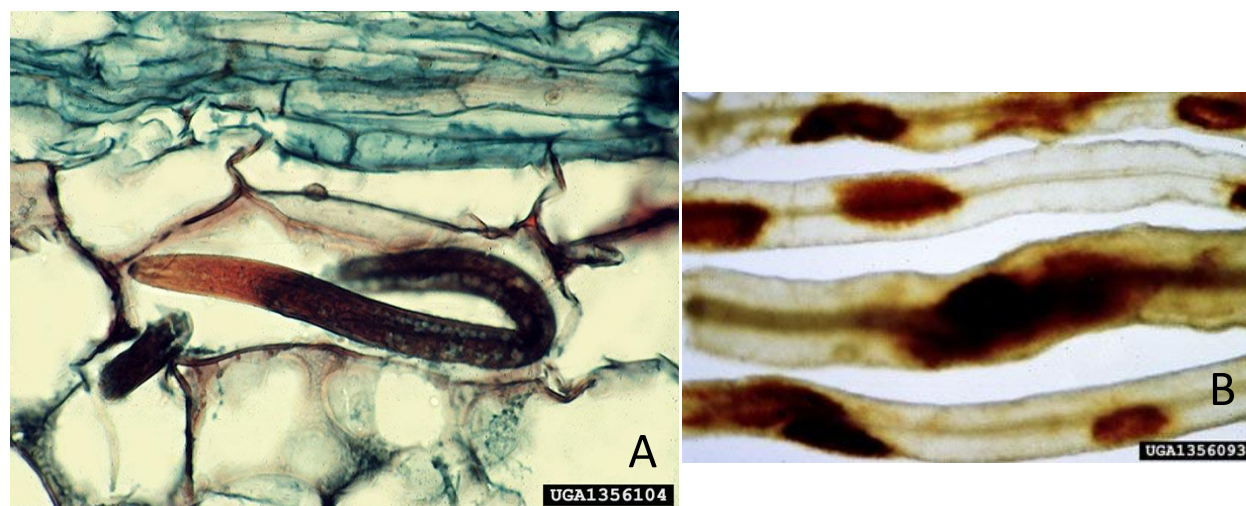
Aux Antilles, les bananiers sont principalement parasités par six taxons de nématodes (Gowen et al., 2005; Lassoudière, 2007). Bien que ces espèces exploitent la même ressource, leur stratégie de parasitisme, et les dégâts occasionnés aux bananiers sont très différents.

Les **endoparasites migrateurs** (*Radopholus similis* et *Pratylenchus coffeae*) sont les plus dommageables. Les quatre stades larvaires et les deux sexes (à l'exception des *R. similis* mâles), sont infectieux et pénètrent à l'intérieur de la racine. Les œufs peuvent être relâchés par la femelle même à l'intérieur des tissus racinaires. Comme ils se nourrissent des cellules du

---

<sup>1</sup> On parle également d'exportation pour les échanges de banane entre les îles caraïbes françaises et la métropole.

parenchyme cortical et sont mobiles à l'intérieur des tissus, ils créent des nécroses (Figure 1). Les premiers symptômes visibles sont des lésions foncées allongées, couvrant l'épiderme. La destruction des racines et des tissus du bulbe affecte la capacité du bananier à absorber de l'eau et les éléments minéraux qui y sont dissous. L'ancrage dans le sol est affaibli, ce qui accroît les risques de chute sous l'effet du vent. D'une manière générale, on observe une réduction de la densité de bananiers et une augmentation de l'hétérogénéité du peuplement végétal. La bananeraie vieillit prématurément, obligeant les agriculteurs à replanter tous les 4 à 5 ans. L'activité des endoparasites favorise le parasitisme secondaire par les bactéries et les champignons. En Guadeloupe, deux espèces principales de champignons *Cylindrocladium spathiphylli* (Risède et Simoneau, 2004) et *Fusarium oxysporum* (Saravanan et al., 2003) attaquent les racines et leur activité peut être favorisée par celle des nématodes. D'une manière générale, les nématodes endoparasites créent une base de nourriture (les tissus nécrosés sont plus facilement attaquables) pour les champignons parasites non spécialisés, capables d'envahir le cylindre central et d'augmenter le taux de nécroses racinaires. Ces champignons parasites secondaires accentuent les dégâts racinaires, peuvent augmenter la cassure racinaire, le déracinement et handicaper la croissance de la plante.



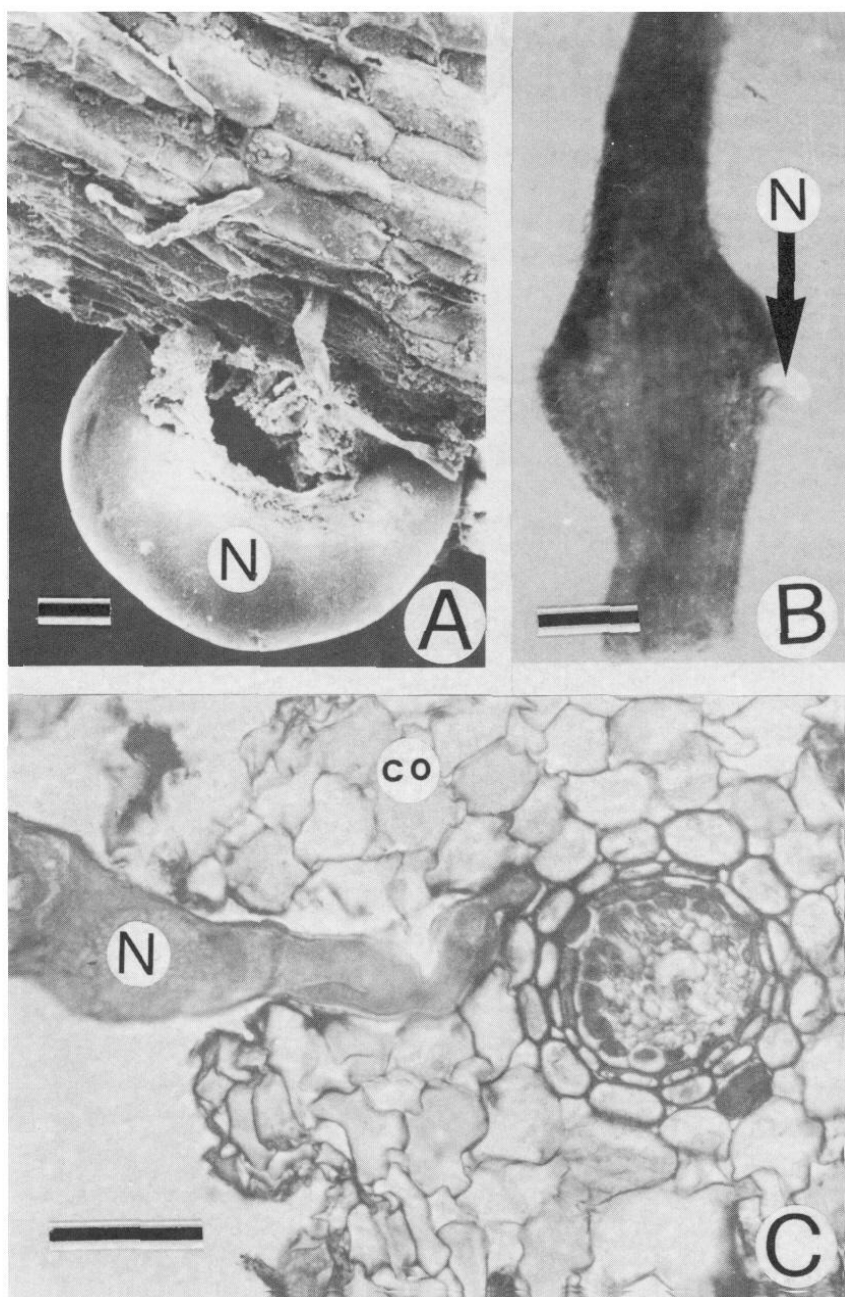
**Figure 1(A)** Section de gingembre infecté par *Radopholus similis*. (Michael McClure, University of Arizona, Bugwood.org) **(B)** Racines de bananier présentant des nécroses causées par *R. similis* (extrait de Mani A, Bugwood.org).



Les **semi-endoparasites migrateurs**, uniquement représentés par l'espèce *Helicotylenchus multicinctus*, causent des lésions plus superficielles que celles de *R. similis* et de *P. coffeae* (Gowen, 1979). Tous les stades juvéniles et les deux sexes sont infectieux et capables de se nourrir des cellules corticales de la racine (Lewis et Pérez, 2004).

Le groupe des **endoparasites sédentaires** *Meloidogyne* spp. provoque des galles bloquant les vaisseaux du xylème (Figure 2). Bien qu'elles soient considérées comme peu dommageables, ces espèces peuvent causer des dégâts importants sur la culture quand leurs populations sont abondantes. Les juvéniles du 2<sup>nd</sup> stade sont infectieux et pénètrent la racine près de son extrémité, où ils établissent un site permanent de nutrition. A la fin de la dernière mue, seules les adultes femelles restent dans la racine, alors que les mâles redeviennent mobiles dans le sol (Starr et Veech, 1986).

*Rotylenchulus reniformis*, **semi-endoparasite sédentaire**, occasionnant des nécroses superficielles et le **semi-endoparasite migrant** *Hoplolaimus seinhorsti* sont considérés comme les nématodes phytoparasites les moins dommageables sur les bananiers (Gowen et al., 2005). Pour *R. reniformis*, seule la femelle adulte est infectieuse, alors que les mâles présentent un tube digestif dégénéré (Robinson et al., 1997). Elle pénètre dans la racine afin d'établir un site de nutrition permanent (Vovlas et Ekanay, 1985) (Figure 2). Les œufs sont relâchés dans une matrice gélatineuse en 24-29 jours (Chitambar, 1997). En ce qui concerne *H. seinhorsti*, tous les stades sont infectieux et peuvent se retrouver à l'intérieur des racines et dans le sol. Ils peuvent se nourrir à la fois d'une manière endoparasite et ectoparasite (Bridge et Starr, 2007). Cette espèce présente également une capacité d'entrer en anhydrobiose (Baujard et Martiny, 1995).



**Figure 2 (A) Racine de bananier infectée par *Rotylenchulus reniformis* seul ou (B) en association avec *Meloidogyne incognita* ; (C) Femelle de *R. reniformis* partiellement pénétrée dans le cortex. N= *R. reniformis* ; co=cortex Barre d'échelle = 50µm. (extrait de Vovlas et Ekanay, 1985)**

### **Stratégies de lutte contre les nématodes dans les systèmes de culture bananiers aux Antilles françaises**

Le bananier est une « herbe géante » monocotylédone à rhizome, sans tige végétative aérienne. Chaque pied produit un régime de bananes puis meurt avant d'être remplacé par un rejet latéral, sélectionné par le planteur. La culture de banane est dominée par des systèmes de production très intensifs, caractérisés entre autres par la pratique de la monoculture. Le domaine de la banane d'exportation est totalement monovariétal, basé sur la culture du bananier dessert de type Cavendish. Actuellement, le cultivar Grande Naine du sous-groupe Cavendish (AAA) est le plus utilisé en plantations (90 %). La pratique très répandue de la monoculture est très favorable à la multiplication de populations d'espèces phytoparasites très spécifiques du bananier. Un cycle de production peut se répéter 1 à 50 fois, faisant dans ce dernier cas du bananier une culture pérenne (Turner, 1994). Mais en pratique, les parcelles ne sont conservées que 5 à 6 ans, à cause du développement des parasites, des pestes et des ravageurs.

On distingue essentiellement **deux stratégies** pour diminuer les populations des nématodes parasites du bananier :

- **Les systèmes de culture conventionnels monocultureaux** reposent sur l'épandage des doses importantes de nématicides (les plus utilisés sont l'oxamyl, le carbofuran et le fosthiazate pour lequel l'application maximale de 4 kg/ha/an de matière active) après avoir détruit la bananeraie par un travail du sol intense. La nouvelle bananeraie est replantée juste après l'ancienne bananeraie. Ce type de conduite culturale « banane sur banane » ne permet pas de diminuer durablement la pression parasitaire et la gestion des nématodes phytoparasites ne reposent que sur l'utilisation de nématicides.
- Dans **les systèmes de culture « alternatifs »**, apparus il y a une dizaine d'années, la stratégie repose sur la privation des ressources nécessaires à leur survie, selon le principe « matériel sain implanté sur un sol sain ou assaini » (Lassoudière, 2007). Dans ces systèmes de culture, la période critique pour la lutte contre les nématodes est donc la période inter-culturale.

Dans la majorité des systèmes de culture « alternatifs », la parcelle est mise en jachère nue après la destruction de l'ancienne bananeraie (contrôle de l'enherbement naturel par application de glyphosate) ce qui engendre d'importants risques d'érosion. La période de jachère est de l'ordre de 12 mois. La replantation est assurée par des vitroplants sains produits

à partir d'une culture *in vitro* de bourgeons. Plusieurs travaux (*e.g.* Clermont-Dauphin et al., 2004 ; Dorel et al., 2000) ont montré que ce type de système causait des dégâts sur la structure du sol : le tassement réduit la porosité structurale, ce qui diminue la conductivité hydraulique et provoque une concentration des racines dans un volume de sol réduit à proximité du pied mère (« effet pot de fleurs »). Cela rend le système racinaire très vulnérable vis-à-vis des attaques de nématodes (Dorel, 1993 ; Clermont-Dauphin et al., 2004).

Une autre méthode possible de destruction de la bananeraie repose sur une destruction chimique des bananiers (et non plus par le travail du sol pour diminuer les risques de tassement) avant la mise en place d'une jachère enherbée ou d'une culture assainissante non-hôte des nématodes parasites du bananier. La destruction des bananiers se fait par injection de glyphosate dans le pseudo-tronc (injection de 3mL de matière active, en deux passages à 15 jours d'intervalle). Aucune repousse de bananiers ne devant subsister (Chabrier et Quénéhervé, 2003), il est préconisé de compléter si nécessaire cette destruction chimique des souches par une destruction mécanique (rotobèche ou herse en un seul passage).

D'autres conduites de la jachère, autre que la jachère nue, ont également été développées : la jachère peut être laissée sous une couverture végétale spontanée (non traité au glyphosate), ou bien être aussi semée avec une plante qui n'est pas hôte des nématodes parasites du bananier, telle que le *Brachiaria* (*Brachiaria decubens*) ou le soja pérenne (*Neonotonia wightii*). Cette dernière stratégie permet d'empêcher le développement d'adventices hôtes des nématodes parasites du bananier et de lutter contre la perte de fertilité des sols. Dans ces deux cas, un dernier traitement herbicide est conseillé dix jours avant la plantation des vitroplants de bananiers. La bananeraie est installée sans travail du sol préalable sur une couverture végétale morte.

Une alternative à la monoculture est la mise en place d'une rotation culturale au lieu de la jachère enherbée, en intercalant entre deux cultures de bananes, une canne à sucre, un ananas, une production légumière (Ternisien et Melin, 1989; Ternisien et Ganry, 1990). La plantation des vitroplants de bananiers s'effectue dans ce cas après un travail du sol.

Les systèmes alternatifs présentés précédemment ont été conçus pour résoudre le problème de dégradation de la structure du sol et limiter la survie des nématodes phytoparasites dans le sol (Chabrier et Quénéhervé, 2003). Ils permettent de créer un vide sanitaire et sont efficaces pour supprimer le nématode *R. similis* de la parcelle. Cette espèce présente en effet de faibles capacités

de survie (de 3 à 6 mois sans hôte, (Tarjan, 1961), et sa présence est (comme celle de *H. multicinctus*) hautement associée à la celle de la culture bananière (Gowen et al., 2005). Par contre, pour d'autres espèces de nématodes phytoparasites, il n'y a pas, dans ces systèmes, de stimuli pour l'éclosion des nématodes juvéniles présents sous forme d'œufs ou de kystes et beaucoup d'entre eux restent viables dans le sol, en état de dormance, attendant le prochain cycle de culture (Widmer et al., 2002). En effet, le cycle de vie de *R. reniformis* peut s'étendre sur plus de 2 ans si aucun hôte n'est présent et que le sol reste sec et celui de *Meloidogyne* spp. sur 29 mois (Stoyanov, 1973). A l'instar de la majorité des *Pratylenchus* spp., *P. coffeae* peut rentrer en anhydrobiose et cesser toute activité pendant près d'un an (Glazer et Orion, 1983 ; Townshend, 1984 ; Tsai, 2008).

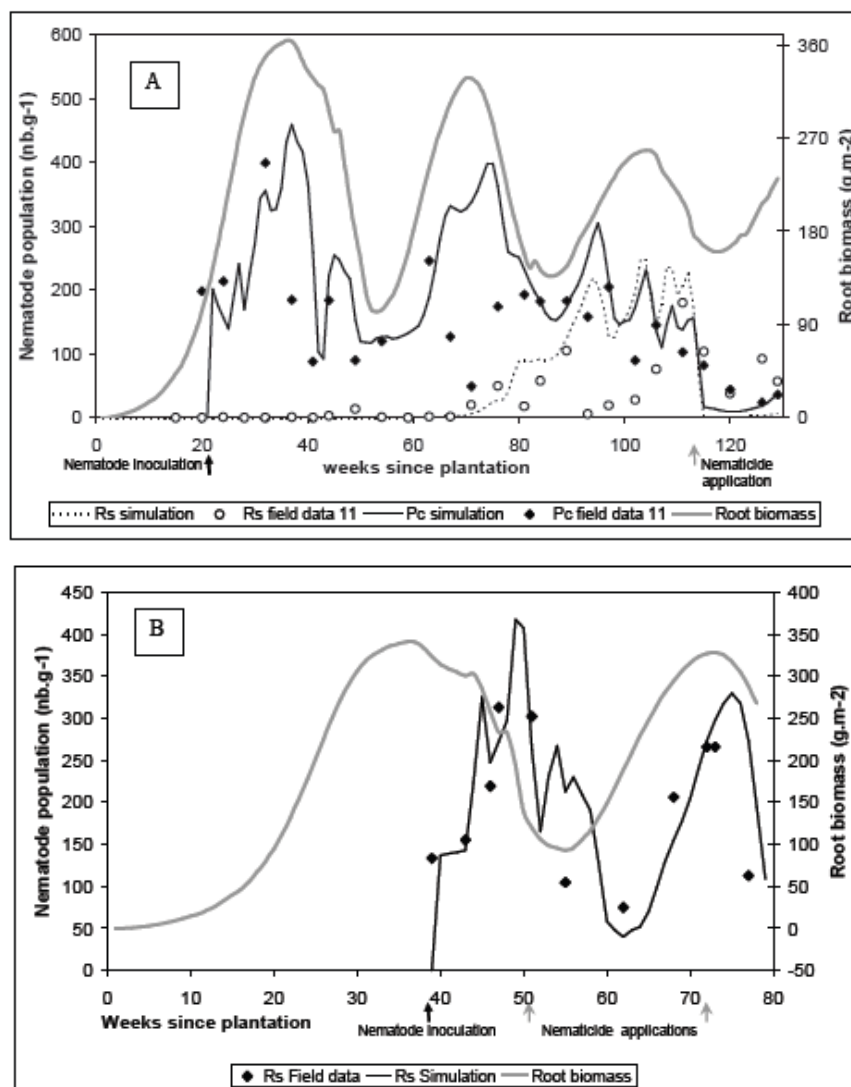
Ces systèmes alternatifs permettent de différer d'environ un an le premier traitement nématicide, au lieu de trois mois en système conventionnel et de réduire le nombre d'applications par rapport à ce dernier. En revanche, ces systèmes ne permettent pas l'éradication des nématodes phytoparasites, et n'évitent pas la recontamination du sol par les nématodes phytoparasites provenant d'autres parcelles cultivées. Contrairement aux systèmes conventionnels où l'application de nématicides est systématique, la première application n'est déclenchée qu'au seuil de 1000 *R. similis* pour 100 g de racines. Après ce premier traitement, la décision de traiter est prise selon les résultats des dénombrements de nématodes tous les 4 mois.

Enfin, il faut noter que ces systèmes de culture ne sont véritablement efficaces contre les nématodes que si :

1. la jachère est suffisamment longue pour éliminer les formes de survie des nématodes phytoparasites. Or ; pour certaines espèces, la durée nécessaire est très importante, ce qui compromet la viabilité économique du système.
2. il n'y a pas de plantes-hôtes (telles que les Solanaceae et les Urticaceae, Quénéhervé et al., 2006 ; Duyck et al., 2009) qui se développent pendant la jachère. Cela impose un contrôle strict des adventices (dans la jachère ou dans les cultures de la rotation), qui n'est pas toujours facile à mettre en œuvre.

Les suivis de populations ont montré, en monoculture comme en rotation (Figure 3), qu'une recontamination des bananiers par les nématodes phytoparasites était prévisible entre 20 et 40

semaines après la plantation. On ne peut donc éviter l'emploi de traitements phytosanitaires pour limiter le niveau d'infestation et préserver un niveau de production économiquement viable.



**Figure 3** Variations au cours du temps des densités mesurées et simulées de nématodes phytoparasites dans les racines (nombre/g) et de la biomasse racinaire (g/m<sup>2</sup>) simulées par le model SIMBA pour deux stratégies de gestion des nématodes phytoparasites : (A) monoculture avec pesticides, (B) plantations de bananiers après canne à sucre avec de faible apport en pesticides (extrait de Tixier et al., 2006).

Malgré cela, les moyens de lutte actuellement disponibles ne permettent, dans les bananeraies mécanisées conduites de manière intensive, de contrôler totalement et durablement les nématodes phytoparasites (Moens et al., 2004). Toutefois, il existe en Guadeloupe des producteurs de

bananes qui, bien que pratiquant également la monoculture conduisent la culture de manière très extensive et sur de très longues périodes sans replantation, **ce sont les bananeraies pérennes**. Ces bananeraies sont situées dans les hauteurs de l'île (à plus de 300m d'altitude) sur des andosols, où la pluviosité est importante (3500 mm de pluies par an). Elles sont caractérisées par de faibles niveaux d'intrants (en particulier, peu voire pas d'application de nématicide), pas de travail du sol mais aussi par des niveaux de production bas (environ 17 tonnes/ha/an) (Blazy et al., 2009). La comparaison de ce système de culture aux systèmes conventionnels et innovants par Clermont-Dauphin et al. (2004) a montré que l'apport de nématicide en système conventionnel ne diminuait pas le niveau d'infestation des racines par *R. similis* comparé aux bananeraies pérennes sans nématicide. De plus, les bananeraies pérennes sont caractérisées par une diversité spécifique de nématodes phytoparasites plus importantes et aussi par des abondances et des biomasses de vers de terre plus importantes. Les plus faibles densités de *R. similis* dans les racines sont associées aux plus fortes biomasses de vers de terre et aux plus fortes densités de *H. multicinctus* dans les racines. Ces auteurs suggèrent que la perturbation de la faune du sol par les nématicides pourrait augmenter la dépendance aux nématicides des systèmes de culture intensifs. En effet, ils proposent que les changements dans la structure des communautés de nématodes puissent avoir d'importantes conséquences sur la régulation naturelle de *R. similis* par d'autres nématodes ou d'autres représentants de la faune du sol.

**Partant de ce constat, on peut penser qu'en favorisant l'activité et la diversité biologique du sol dans les systèmes intensifs, on pourrait y utiliser moins de pesticides. Il y a plusieurs moyens d'y parvenir (plantes de couverture, rotations diversifiées avec des périodes de jachère, etc.) mais le plus immédiat est d'apporter de la matière organique au sol. L'objet de ce travail de thèse est de vérifier cette hypothèse et, dans les cas où la régulation est effective, d'apporter des éléments permettant une utilisation des matières organiques dans un but de contrôle biologique des nématodes phytoparasites du bananier.**

### **Diversité des types de matières organiques valorisables par l'agriculture guadeloupéenne**

Dans les milieux insulaires industrialisés tels que les Antilles françaises, les activités ménagères, industrielles et agricoles produisent d'importantes quantités de déchets dont la gestion est problématique. Le gisement d'ordures ménagères de Guadeloupe représentait, en 2005, environ 160 000 tonnes par an, et celui des déchets industriels banals était compris entre 236 et 306 000 tonnes par an (Portage Salarial Caraïbéen, 2007 ; Conseil général de la Guadeloupe, 2008).

Il existe plusieurs types de déchets susceptibles d'être valorisés par l'agriculture

#### **1. Les boues de station d'épuration**

Les boues de traitement biologique sont composées de bactéries et de résidus de bactéries. En effet, pour assurer le traitement biologique optimal des effluents la masse de bactéries en excès doit être régulièrement retirée, afin d'assurer une bonne oxygénation des effluents et de permettre la régénération des populations bactériennes. Le gisement de boues de station d'épuration brutes était estimé à 16 000 tonnes en 2005.

#### **2. Les déchets verts**

Les déchets végétaux, provenant des tontes de pelouses, des tailles de haies ou d'arbustes, des résidus d'égavage, des déchets d'entretien de talus, *etc.*, représentent un gisement éclaté de qualité très irrégulière qui était estimé, en 2005, à 62 000 tonnes.

#### **3. Les bois et les sous-produits du bois**

Les déchets de bois comprennent, notamment, les déchets des exploitations forestières (branchages, écorces), des industries de transformation, des emballages (palettes, caisses-palettes, cagettes) et des objets mis au rebut (déchets de la construction par exemple). Seuls les bois non traités et non souillés par des substances dangereuses peuvent être valorisés, en particulier pour le compostage et le paillage. Le tonnage en 2005 était estimé à 49 114 tonnes.

#### **4. Les déchets de l'industrie cannière**

Les déchets produits par l'industrie cannière sont de plusieurs natures:



- les écumes de sucrerie sont des boues issues de la clarification du jus de canne par chaulage puis centrifugation (défécation).
- la bagasse est un résidu solide du broyage de la canne, dans les moulins des sucreries et des distilleries.
- les vinasses sont les résidus liquides de la fermentation/distillation du jus de canne ou de mélasse.
- la mélasse, résidu de la fabrication du sucre, n'est pas considérée comme un déchet puisqu'elle est utilisée pour la fabrication de rhum industriel ou revendu sur le marché international.

## **5. Les déchets ménagers fermentescibles**

Il n'existe pas en Guadeloupe de centre de valorisation des déchets ménagers fermentescibles, alors que la production annuelle était estimée à 56 000 tonnes en 2005.

## **6. Les déchets de l'élevage, dont le volume, assez faible, est peu connu et mal maîtrisé.**

Seuls les déchets de catégorie 3 (sans risque infectieux) sont susceptibles d'être valorisés, *i.e.* les déchets d'abattoir (environ 200 tonnes), de boucherie et les déjections animales solides.

**Malgré un gisement important de déchets et le contexte d'isolement de la Guadeloupe, la valorisation des déchets organiques par le compostage et l'utilisation agricole n'a été, en 2005, que d'environ 3% (Portage Salarial Caraïbéen, 2007 ; Conseil général de la Guadeloupe, 2008). La valorisation des déchets organiques par l'agriculture est un moyen de les recycler, plutôt que de les enfouir, de les entreposer dans des décharges ou de les incinérer.**

L'utilisation de matières organiques contre les nématodes parasites du bananier a été peu explorée, mais quelques travaux laissent penser que cela pourrait être une voie prometteuse.

**Effet de l'apport d'amendements organiques sur le contrôle des nématodes phytoparasites et la diminution de leur nuisibilité**

Les amendements organiques ont souvent été proposés afin de lutter contre les nématodes phytoparasites pour de nombreuses autres cultures (voir les reviews de Abawi et Widmer, 2000 et de Oka, 2010). De nombreux types de matières organiques ont été testés dans des conditions environnementales très diverses. Des apports de chitine (Rodriguez-Kabana et al., 1987), d'engrais verts (Abawi et Widmer, 2000) ou de composts (McSorley et Gallaher, 1996) ont montré un contrôle efficace des nématodes phytoparasites. Certains composts ont également diminué d'autres pathogènes telluriques, tels que *Pythium*, *Phytophthora*, *Fusarium* et *Rhizoctonia* (Théodore et Toribio, 1995 ; Serra-Wittling et al., 1996 ; Hoitink et Boehm, 1999). Quelques études ont enfin montré le rôle des boues de station d'épuration et des fumiers dans la diminution des populations des phytoparasites (Zasada et al., 2007 ; Leroy et al., 2009). L'enfouissement des résidus de culture peut aussi avoir un effet (Stirling et al., 2005 ; Piedra Buena et al., 2007).

Concernant le bananier, les études sont très rares. Pattison et al., (2006) ont testé en pot 10 amendements (compost, mélasse, boues de station d'épuration et différents déchets verts) et ont montré que quatre d'entre eux avaient réduit les densités de *R. similis* dans les racines du bananier. Dans cette même étude, ces auteurs ont montré que l'efficacité des matières organiques dépendait à la fois de l'espèce phytoparasite et de la molécule organique apportée. Ainsi, l'apport de cellulose diminuait dans leur étude les densités de *R. similis* dans les racines, et celui de lignines a diminué les densités de *Meloidogyne* spp. dans les racines. Le mélange de sources de carbone (sucrose, cellulose et lignines) a eu un effet suppressif global. Ces auteurs suggèrent donc qu'un ensemble d'organismes devraient être responsable du contrôle des nématodes, et que leur stimulation dépend de la source de carbone et de son processus de dégradation. En revanche, dans une enquête plus récente (Pattison et al., 2008), aucune différence dans la composition de la nématofaune et des abondances des phytoparasites entre les systèmes conventionnels et organiques n'a été mise en évidence. Ce résultat, outre qu'il souligne la difficulté qu'il y a de transposer au champ des résultats acquis en laboratoire, suggère également que la pratique de la monoculture a eu un impact plus important sur les communautés de nématodes que les techniques culturales appliquées.

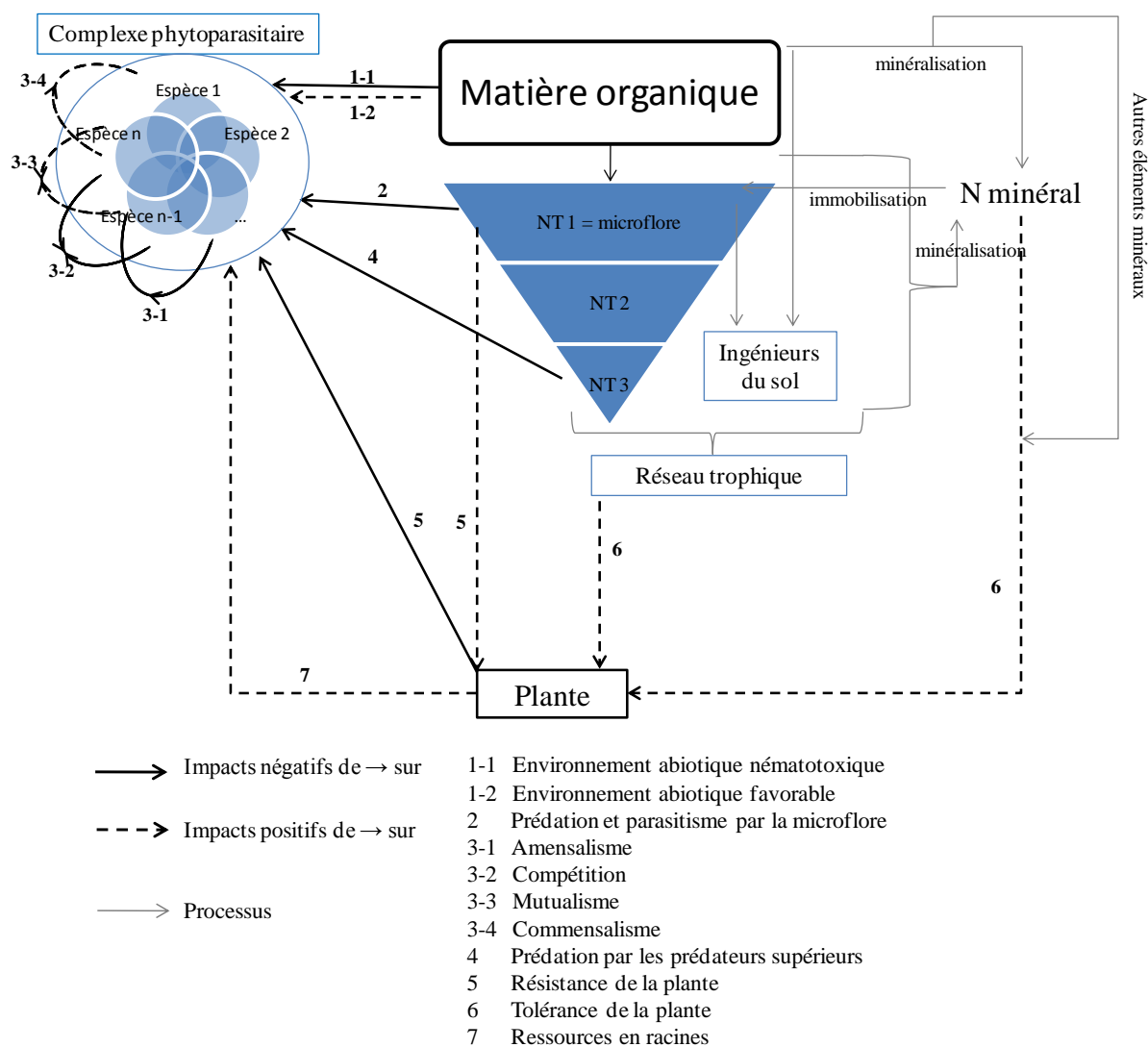
Enfin, dans un essai au champ mené par McIntyre et al., (2000), les densités de *R. similis* et *H. multicinctus* dans les racines n'ont pas été diminuées après un apport d'un amendement

organique (mulch de tiges de maïs hachées et d'herbe *Paspalum* spp.). En revanche, cet apport a entraîné une augmentation du rendement des bananiers en améliorant la fertilité du sol (quantité de nutriments et infiltration plus importantes, densité apparente plus faible). Ces auteurs suggèrent, dans cette expérience sur un sol de faible fertilité, que l'amendement organique a entraîné une compensation de l'impact des nématodes sur les bananiers car ceux-ci, mieux nourris, se sont montrés plus vigoureux que ceux n'ayant pas reçu d'apport organique.

**La revue de la littérature montre donc le manque de connaissances concernant l'effet des matières organiques sur le contrôle des nématodes parasites du bananier (et des phytoparasites en général). Mais elle souligne ainsi le manque de connaissances concernant l'effet de la qualité de ces matières organiques sur ce contrôle. Dans la plupart des études sur le sujet, les auteurs se sont contentés de mesurer le carbone (C total et C labile) et l'azote total (Ferris et Matute, 2003; Pattison et al., 2006 ; DuPont et al., 2009 ; Leroy et al., 2009) apportés par les matières organiques. Pourtant, toutes les matières organiques ne sont pas équivalentes, de part leur composition chimique et biochimique et leur cinétiques de dégradation (Thuriès et al., 2001 ; 2002). Ainsi, nous aborderons dans ce travail l'étude de l'effet de la qualité des amendements organiques, que nous considérons comme étant un facteur majeur du contrôle des nématodes phytoparasites, et d'une manière générale de la composition des communautés biologiques se développant dans le sol.**

**Mécanismes impliqués dans le contrôle des nématodes et la diminution de leur nuisibilité par l'apport de matières organiques**

Les mécanismes de contrôle des nématodes phytoparasites par un amendement organique mis en œuvre sont très divers (Oka, 2010). La Figure 4 présente une synthèse des différents mécanismes susceptibles d'être impliqués.



**Figure 4 Mécanismes induisant une diminution ou un accroissement des populations de nématodes phytoparasites après amendement organique, relevés dans la littérature. NT, niveau trophique.**

## 1. L'environnement abiotique

L'apport de matières organiques entraîne des modifications des facteurs abiotiques, tels que la CEC et le pH, et, par conséquent, la composition chimique de la solution du sol. Ces changements peuvent être toxiques, ou bien au contraire favorables aux populations de nématodes phytoparasites. En effet, ces derniers évoluent dans le sol entre et au sein des agrégats (Neher et al., 1999) dans la fine pellicule d'eau et de solutés qui les recouvre ou qui emplit leur pores. Leur cuticule se retrouve donc directement en contact avec la solution du sol les rendant très sensibles à sa composition (Bongers et Ferris, 1999). Par conséquent, les propriétés

chimiques de la solution du sol ont souvent été reliées à la composition des communautés de la nématofaune (Cadet et Thioulouse, 1998; Barbercheck et Duncan, 2004 ; Sanchez-Moreno et al., 2006), chaque espèce présentant une sensibilité propre à ces propriétés. Les nématodes parasites du bananier n'échappent pas à la règle et montrent également une forte sensibilité aux conditions abiotiques (Quénéhervé, 1988 ; Le Saux et Quénéhervé, 2002).

Les propriétés physiques du sol sont également des déterminants importants de la composition spécifique des nématodes parasites du bananier (Tixier et al., 2006). Quénéhervé (1988) a montré que la teneur en argile semblait être la composante la plus déterminante de l'équilibre des populations des nématodes dans le sol, et qu'une texture du sol légère favorisait la croissance des populations des nématodes. Les espèces de *Meloidogyne* sont sensibles à la teneur en argile (Kincaid, 1946) et à la teneur en eau du sol (Towson et Apt, 1983). *Helicotylenchus multicinctus* préfère les sols organiques (Quénéhervé, 1990). *P. coffeae* et *R. similis* se sont adaptés à la saison sèche (Quénéhervé, 1989). Les populations de *R. similis* peuvent être diminuées en augmentant l'humidité du sol (Chabrier et al., 2010).

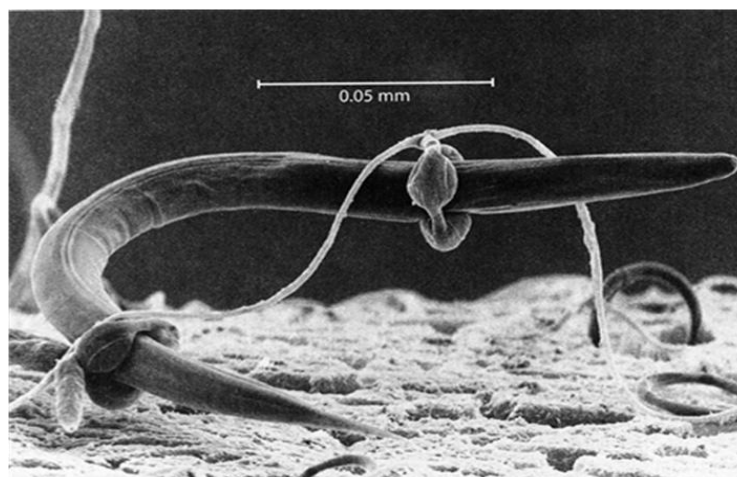
D'autre part, certaines matières organiques présentent des propriétés nématotoxiques, à travers la libération de produits toxiques lors de leur décomposition. La liste des molécules impliquées est longue. On peut citer les résidus de margousier (*Azadirachta indica*) (Chitwood, 2002; Oka et al., 2007), qui libèrent des limonoïdes ; les boues de station d'épuration qui relâchent de l'ammoniac en se décomposant (Zasada et al., 2007) ou encore les résidus de Brassicacées qui produisent des isothiocyanates pendant leur dégradation (Chitwood, 2002). Pour ces amendements, on parle de manière générale d'allélopathie, bien que le terme renvoie à l'origine à l'effet, positif ou négatif, d'une plante donneuse à une autre plante receveuse par voie chimique (Rice, 1984).

On peut citer enfin un effet plus indirect : l'apport de carbone facilement dégradable (mélasses ou glucose) entraîne une chute du potentiel redox du sol qui induit à son tour une augmentation de l'activité des bactéries anaérobies qui par fermentation produisent des acides organiques aux propriétés nématocides (Browning et al., 1999).

## **2. La prédation et le parasitisme par la microflore**

La microflore tellurique a souvent été mentionnée comme agent de lutte biologique à travers des relations trophiques (Dong et Zhang, 2006). Les champignons nématophages ont la capacité de capturer, de paralyser ou de parasiter les nématodes, et sont considérés comme un moyen de

contrôle important (Sidiqqi et Mahmood, 1996). Beaucoup d'entre eux sont saprophytes et peuvent donc être favorisés par l'apport de matières organiques (Vianene et Abawi, 2000; Wang et al., 2001 ; Oka, 2010). Ces champignons ont développé un arsenal diversifié pour piéger les nématodes : par piégeage en réseaux, ou en anneaux par exemple (Ahrén et Tunlid, 2003) (Figure 5).



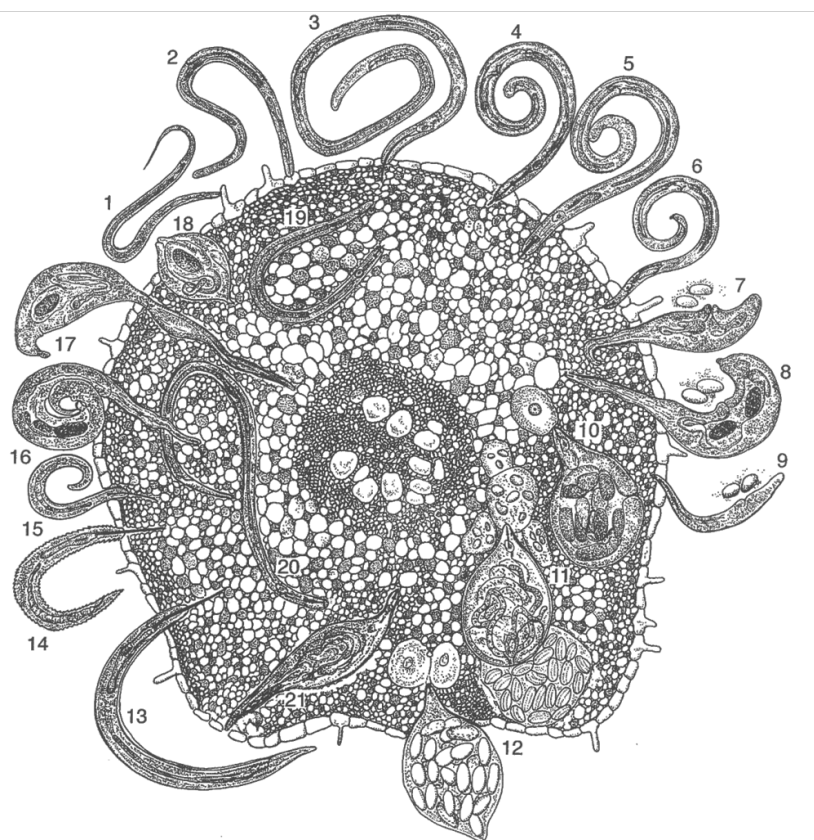
**Figure 5** *Caenorhabditis elegans* capturé par le champignon *Arthrobotrys anchonia* (extrait de Mello, 2007).

Les champignons endoparasites ne forment pas d'organes de piégeage, mais utilisent leur spores pour infecter leur nématodes-hôtes, tels que *Paecilomyces lilacinus* et *Verticillium chlamydosporium* (parasites des œufs de nématodes). Les bactéries du genre *Pasteuria* sont des parasites obligatoires (trois espèces parasites des nématodes sont actuellement connues *P. penetrans*, *P. nishizawae* et *P. thornei*, Timper et Davies, 2004). Cependant, leur utilisation en conditions réelles pour contrôler les phytoparasites connaît un succès limité (Akhtar et Malik, 2000).

### 3. Les interactions interspécifiques entre phytoparasites

Les interactions entre les nématodes phytoparasites sont évoquées pour le contrôle de ces pestes. Quatre interactions principales peuvent intervenir entre deux espèces de nématodes : la compétition, l'amensalisme, le commensalisme et le mutualisme (Umesh et al., 1994). Le type d'interaction dépend entre autres des cycles de vie et des stratégies de parasitisme que Yeates et al. (1993) a séparé en six groupes (parasites sédentaire, endoparasite migrateur, semi-endoparasite, ectoparasite, consommateur de chevelus et de cellules épidermiques et enfin consommateur d'algues, de lichens et de mousses). Plus tard, Shurtelff et Averre III (2000) ont

proposé de différencier les nématodes phytoparasites en fonction de leur mode de nutrition (les ectoparasites, les semi-endoparasites et les endoparasites) et en fonction de leur mode de migration (les sédentaires et les migrants). Les différents modes de nutrition sur la racine sont représentés dans la Figure 6 (Siddiqi, 2000).



**Figure 6 Représentation des différents types de nématodes tylenchides<sup>2</sup> se nourrissant sur les tissus racinaires. Ectoparasites migrants: 1. *Cephalenchus*, 3. *Belonolaimus*, Sédentaires: 13. *Hemicycliophora*, 14. *Macroposthonia*, 15. *Paratylenchus*, Semi-endoparasites migrants: 2. *Tylenchorhynchus* 4. *Rotylenchus*, 5. *Hoplolaimus*, 6. *Helicotylenchus*, Sédentaires: 8. *Rotylenchulus*, 9. *Acontylus*, 18. *Sphaeronema*, 16. *Trophotylenchulus*, 17. *Tylenchulus*, Endoparasites sédentaires: 7. *Verutus*, 10. *Meloidodera*, 11. *Meloidogyne*, 12. *Heterodera*, Migrants: 19. *Pratylenchus*, 20. *Hirschmanniella*, 21. *Nacobbus*. (extrait de Siddiqi, 2000). Les genres soulignés ont été rencontrés dans ce travail.**

La compétition interspécifique a souvent été mise en évidence dans le cas des nématodes phytoparasites (Umesh et al., 1994; Villenave et Cadet, 1998 ; Brinkman et al., 2004) et des nématodes « libres » (Sohlenius, 1988). De telles interactions ont été fortement suggérées dans le cas du bananier (Gowen, 1979 ; Quénéhervé, 1989; 1990). La compétition interspécifique dépend

<sup>2</sup> Tylenchida Thorne, 1949, est un Ordre de nématodes de la Sous-classe Tylenchia Inglis, 1983, de la Classe Secernentea von Linstow, 1905) et du Phylum Nematoda Rudolphi, 1808. Les tylenchides sont le groupe le plus important des nématodes phytoparasites.

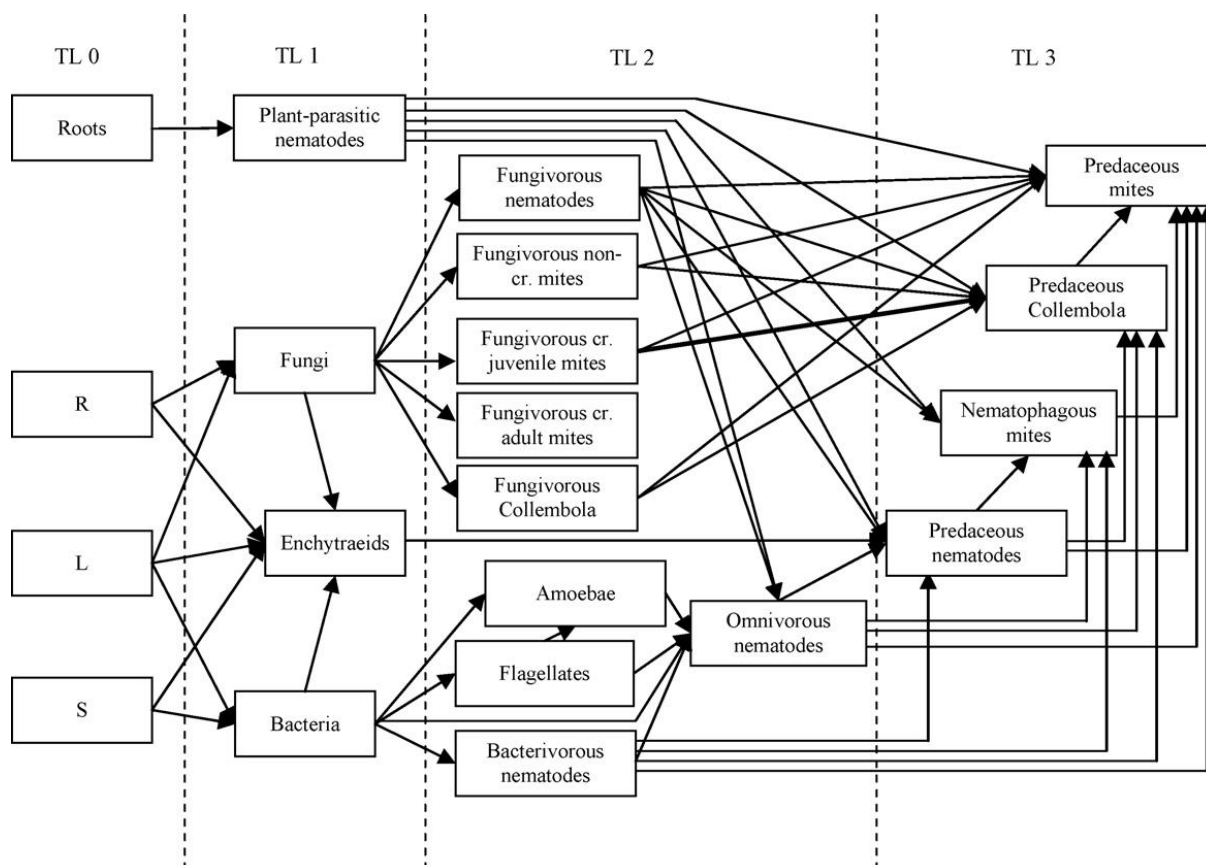
de nombreux facteurs : principalement des conditions du milieu, des abondances initiales des espèces et du génotype de la plante. Dans le cas du bananier, les études portant spécifiquement sur le sujet manquent. D'autre part, deux études menées au Sénégal sur mil (Villenave et al., 1997 ; Villenave et Cadet, 1998) et au Burkina Faso et en Afrique du Sud (Cadet et Spaull, 1985 ; Spaull et Cadet, 1991 ; Cadet et al., 2002) sur canne à sucre, ont montré que la diminution de l'effet pathogène des nématodes phytoparasites ne nécessite pas forcément une diminution des effectifs, mais repose aussi sur la structure du peuplement de phytoparasites. L'abondance d'une espèce moins pathogène pouvait entraîner une diminution des dégâts sur la culture. L'amensalisme, le mutualisme et le commensalisme entre espèces de nématodes phytoparasites ont été suggérées (*e.g.* Eisenback, 1993 ; Villenave et Cadet, 1998).

En revanche, le lien entre un apport de matière organique et ces interactions interspécifiques entre nématodes phytoparasites est peu documenté.

#### **4. La prédation par les prédateurs supérieurs**

La principale relation trophique évoquée pour le contrôle des nématodes phytoparasites est la prédation (Akhtar et Malik, 2000; Khan et Kim, 2007). Nous avons vu précédemment que certains champignons étaient capables d'attaquer les nématodes, mais la prédation des nématodes phytoparasites est également effectuée par les organismes appartenant aux niveaux trophiques supérieurs : les nématodes prédateurs, les acariens et les collembolles principalement (Imbriani et Mankau, 1983 ; Holtkamp et al., 2008) (Figure 7).





**Figure 7** Structure du réseau trophique tellurique. Les flèches représentent les liens trophiques et les pointes tournées vers le prédateur. TL : niveau trophique, R : MO récalcitrante, L : MO labile, S : sucres solubles et cr. : cryptostigmatique<sup>3</sup>. (extrait de Holtkamp et al., 2008).

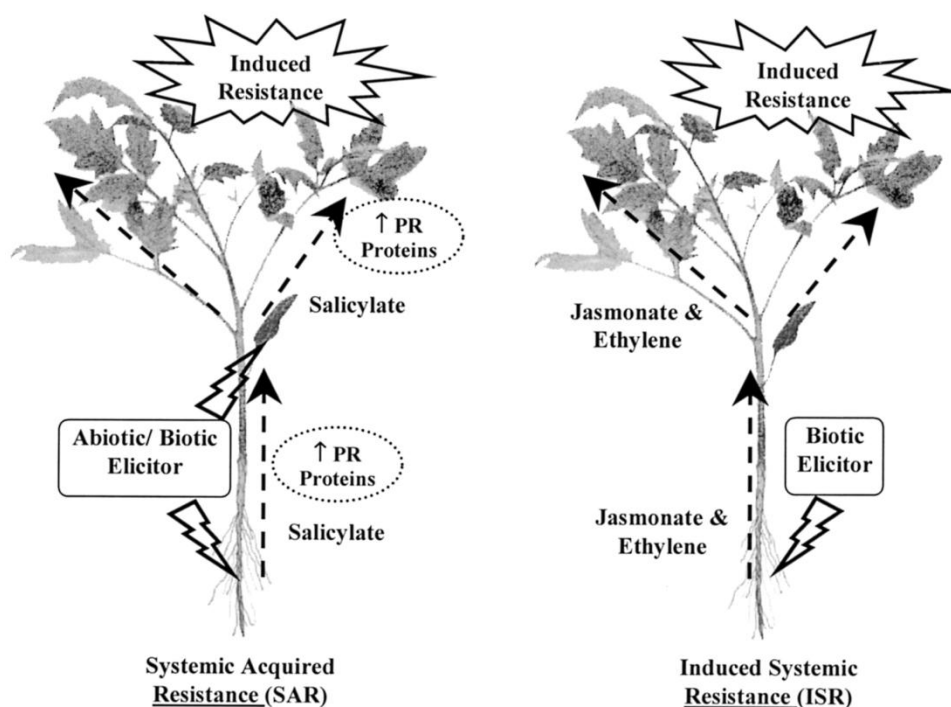
Les nématodes prédateurs appartiennent à l'un des quatre groupes suivants : Mononchida, Dorylaimida, Diplogasterida et Aphelenchida (Bilgrami et Gaugler, 2004). Ces nématodes diffèrent dans leur anatomie et dans leur histoire de vie. Le taux de prédation, la tolérance aux fluctuations environnementales, le taux de reproduction, la sélectivité des proies sont les principaux traits d'histoire de vie concernés (Bilgrami, 1993; Bilgrami et al., 1983; Khan et al., 1995 ; Bilgrami et al., 2001). Différentes études ont montré une augmentation des nématodes prédateurs et une diminution des phytoparasites après amendement organique (Sánchez-Moreno et al., 2006 ; Sánchez-Moreno et Ferris, 2007 ; Bilgrami 2008), mais l'efficacité en conditions réelles et les mécanismes impliqués restent encore à découvrir. Les organismes de la mésofaune

<sup>3</sup> Le terme cryptostigmatique signifie que l'Acarien possède quatre paires de stigmates (= orifices respiratoires) cachés sous la base de chaque patte. Le nombre et la position des stigmates sont des critères de classification.

sont surtout confinés aux couches superficielles du sol (Mankau, 1980 ; Imbriani et Mankau, 1983).

## 5. La résistance de la plante

La résistance d'une plante se définit comme la capacité d'une plante, par ses traits, à réduire la préférence ou la performance des herbivores (Mauricio et al., 1997; Strauss et Agrawal, 1999). Cela correspond donc à une augmentation des défenses de la plante après stimulation biotique ou abiotique, qui engendre une diminution des populations qui la consomment. De très nombreux travaux ont porté sur l'induction de la résistance par des éliciteurs. Deux types principaux de résistance induites ont été définis, faisant intervenir des éliciteurs et des voies de signalisation différents : la résistance systémique acquise (SAR) et la résistance systémique induite (ISR) (Figure 8)



**Figure 8** Comparaison schématique des deux formes de résistance induite les mieux caractérisées menant à des réponses phénotypiques similaires. SAR, induite par des éliciteurs biotiques ou abiotiques, est dépendante de l'acide salicylique et est associée à l'accumulation de protéines « pathogenesis-related » PR. ISR, induite par des souches spécifiques de rhizobactéries est dépendante de l'éthylène et de l'acide jasmonique (extrait de Vallad et Goodman, 2004).

La résistance induite est donc un état de capacité de défense amélioré, développée par une plante quand elle est proprement stimulée. La résistance induite est une activation de mécanismes de résistance latents. La résistance induite peut être déclenchée par certaines molécules, des organismes non-pathogènes, des formes avirulentes de pathogènes, des races incompatibles de pathogènes. Généralement, la résistance est systémique, car la capacité de défense est augmentée non seulement dans les parties infectées de la plante, mais aussi dans les tissus éloignés. Cependant, elle peut être aussi localisée lorsque seuls les tissus exposés à l'agression deviennent résistants. Le résultat de la mise en œuvre de mécanismes de résistance est l'émission par la plante de molécules antibiotiques ou une modification structurale gênant le pathogène (van Loon et al., 1998).

Les endophytes, terme générique désignant les microorganismes (bactéries ou champignons usuellement non pathogènes) qui résident à l'intérieur des tissus végétaux (Wilson, 1995), peuvent intervenir dans le contrôle biologique des nématodes phytoparasites en induisant la résistance de la plante (van Loon et al., 1998 ; Hallmann et al., 1999; Sikora et al., 2008). Dans le cas du bananier, plusieurs souches d'endophytes fongiques et bactériennes peuvent induire une résistance de la plante vis-à-vis des nématodes (Sikora et al., 2008; Vu et al., 2006). Il semble que la réponse de la plante dépende du cultivar, de l'espèce du nématode phytoparasite et de la souche de l'endophyte (Elsen et al., 2003 ; Chaves et al., 2009). La capacité à manipuler les endophytes bactériens dans les systèmes de productions agricoles dépend de la capacité à sélectionner, incorporer et maintenir les populations microbiennes dans le champ. L'introduction d'endophytes au champ échoue la plupart du temps (Sturz et Nowak, 2000) et pour l'instant, il s'agit surtout d'inoculer ces organismes dans le matériel végétal *in vitro* avant plantation. Les rotations culturales et la gestion du travail du sol influencent les populations microbiennes telluriques (Alabouvette et al., 1996; Sturz et al., 1997), mais aucune étude n'a montré d'effets d'apport d'amendements organiques sur le développement des endophytes, à l'exception des endomycorhizes à arbuscules. En effet, ces dernières peuvent être favorisées par un apport de matière organique grâce à leur comportement saprophytique (Baby et Manibhushanrao, 1996; Douds Jr et al., 1997; Gosling et al., 2006).

## **6. La tolérance de la plante**

La tolérance est le degré auquel la valeur adaptative de la plante est affectée par les dommages occasionnés, comparée à sa valeur adaptative dans son état non endommagé (Simms

et Triplett, 1994). Cela implique donc une certaine compensation des dommages. Par exemple, les plantes peuvent tolérer une infection ou une herbivorie en augmentant la concentration de chlorophylle dans leurs feuilles, en augmentant la taille des nouvelles feuilles, en retardant la sénescence du tissu infecté, ou en augmentant le prélèvement de nutriments (Paige et Whitham 1987; Marquis, 1992; Rosenthal et Welter 1995; Strauss et Agrawal 1999).

Au contraire de la résistance, la tolérance n'empêche pas l'herbivorie et le parasitisme. Comme la tolérance et la résistance de la plante desservent la même fonction, la question du lien entre ces deux mécanismes (*i.e.* co-occurrence, indépendance ou exclusion ?) est encore un sujet de débat (Mauricio et al., 1997 ; Roy et Kirchner, 2000).

Deux types de mécanismes régissent la tolérance de la plante au parasitisme des nématodes (Barker, 1993). La première voie implique l'expression de gènes de tolérance (Roy et Kirchner, 2000 ; Blouin et al., 2005). Les gènes impliqués dans la tolérance de la plante à des stress abiotiques sont bien connus, *e.g.* la sécheresse (Ingram et Bartels, 1996), au gel (Thomashow, 1998) ou à la salinité (Zhu, 2001). En revanche, ceux impliqués dans la résistance au parasitisme sont peu connus.

Une autre voie possible de la tolérance aux attaques de nématodes est la compensation des dégâts infligés à la plante *via* l'amélioration de la fertilité du sol et de la disponibilité des nutriments. Les endophytes, et en particulier les endomycorhizes à arbuscules, sont les agents potentiels de cette tolérance (Barker et Koenning, 1998; Elsen et al., 2003) de part leur impact sur la disponibilité des nutriments, la croissance du système racinaire et la modification de son architecture. En revanche, il existe une grande diversité des réponses à la présence de mycorhizes qui ne permet pas de généraliser leur effet sur le contrôle des nématodes phytoparasites (Hol et Cook, 2005). L'apport de matière organique dans un champ cultivé augmente la biomasse des organismes du sol dont les activités sont garantes de la fertilité du sol, bien que cet impact positif reste controversé, en particulier pour les vers de terre (Irmeler, 2010). Les interactions entre les organismes du sol interviennent à trois niveaux de résolution : au niveau du « micro-réseau trophique tellurique », au niveau des « transformateurs de litière » et enfin au niveau des « ingénieurs des écosystèmes » (Wardle et Lavelle, 1997). Les champignons améliorent l'agrégation structurale du sol (Nichols et Wright, 2004), les nématodes participent à la minéralisation de l'azote (estimée de 8% à 19%) (Ferris et al., 1998; Neher, 2001), les activités des « ingénieurs écosystémiques » entraînent une amélioration de la porosité du sol et de la

disponibilité des ressources (Lavelle, 1988), la présence de ver de terre est souvent corrélée à une meilleure croissance végétale (Ke et Scheu, 2008), et à une diminution des densités et des impacts des populations des nématodes phytoparasites dans les racines (Blouin et al., 2005; Lafont et al., 2007). Nous pouvons noter qu'il est connu qu'une forte nutrition azotée peut accroître la sensibilité de la plante aux parasites à travers deux mécanismes : (i) à de forts taux d'azote, le taux de croissance de la plante est plus important pendant la phase végétative, il y a donc une plus grande proportion de tissus jeunes qui sont plus sensibles que les tissus plus âgés; (ii) à de forts taux d'azote, le métabolisme de la plante change : la teneur en composés phénoliques dans les tissus diminue, et donc également une partie des défenses de la plante (Dordas, 2008). La forme azotée apportée semble être aussi un facteur important dans l'augmentation de la sensibilité de plante aux parasites. En ce qui concerne la sensibilité de la plante aux nématodes par la nutrition, peu de données sont disponibles : Poussin et al. (2005) ont observé une augmentation des populations de nématodes parasites *Hirschmanniella oryzae* associée à de forts apports d'urée ; tandis que l'apport d'amendements organiques est généralement associé à une diminution du parasitisme (Oka, 2010).

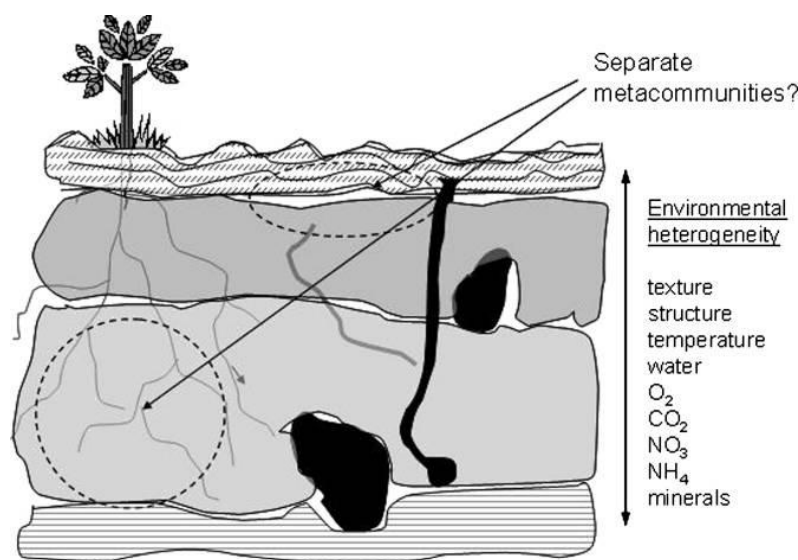
## 7. Les ressources en racines

Les nématodes phytoparasites, comme tout autre organisme, répondent à la disponibilité en ressources. Yeates (1987) a proposé qu'un accroissement du système racinaire, donc des ressources en racines, entraînait une augmentation de l'abondance des nématodes phytoparasites (et inversement). C'est d'ailleurs ce que Tixier et al. (2006) ont pris en compte dans leur modélisation des dynamiques des populations des nématodes parasites du bananier. L'effet à court terme d'un apport de matière organique sur la croissance dépend du rapport C/N du produit apporté : les amendements à faible C/N libèrent rapidement de l'azote minéral disponible pour la plante ce qui stimule sa croissance. Les matières organiques à fort C/N, entraînant une immobilisation de l'azote minéral du sol par les microorganismes ont l'effet inverse sur la croissance, privant la culture d'azote disponible.

**De nombreux mécanismes sont donc susceptibles d'être impliqués dans la régulation des populations des nématodes parasites du bananier. Mais le lien entre la qualité de la matière organique et les mécanismes de régulation a peu été décrit, à l'exception des études sur l'effet allélopathique des substances organiques.**

**Variabilité spatiale des conditions de milieu au champ et effet sur la distribution spatiale des nématodes**

Au champ, les conditions du milieu, telles que l'humidité, la porosité, la biomasse microbienne ou la température, sont variables dans l'espace. On considère de même que la distribution des nématodes dans les sols est également hétérogène et organisée de manière agrégée, en « **patches** », et non uniforme ou due au hasard, comme on le pensait encore il y a quelques années (Cotton, 1979). Les raisons de ces distributions hétérogènes semblent être liées en partie aux conditions hétérogènes du milieu, comme le propose Ferris et Bongers (2006) (Figure 9). La disponibilité des ressources, l'environnement abiotique, la composition spécifique et leurs dynamiques différencieraient les patches de communautés des nématodes. Ces communautés sont dites « ouvertes » car des migrations d'individus entre patches sont possibles. Le concept de métacommunauté (Wilson, 1992), défini comme un jeu de communautés locales liées par la dispersion des espèces en interaction, apparaît donc bien adapté pour définir l'organisation des communautés et les interactions entre les nématodes dans le profil du sol.



**Figure 9** La distribution des ressources et la structure de l'environnement contribuent à l'établissement de métacommunautés, séparés en patches dans le sol (extrait de Ferris et Bongers, 2006).

L'une des premières études sur la distribution horizontale des nématodes ayant démontrée cette agrégation a été conduite par Goodel et Ferris (1980 ; 1981). De même, la distribution des nématodes varie verticalement (Boag et Yeates, 2004). Il a été suggéré que les populations de

nématodes étaient liées à la distribution des racines (Rawsthorne et Brodie, 1986), mais même pour des nématodes endoparasites, cette relation ne tient pas toujours (Boag et al., 1977).

Les raisons de cette distribution non-uniforme sont nombreuses, et dépendent de l'espèce de nématodes aussi bien que des facteurs externes. On peut mentionner le type de sol ou la compétition interspécifique (Boag et Aphley, 1988). Solhenius et Sandor (1987) suggèrent également que les nématodes présents en profondeur souffrent d'un manque de ressources alors que ceux en surface sont soumis à une plus forte pression de prédation, ce qui expliquerait les différences observées dans la distribution verticale des nématodes au sein du profil de sol. Malheureusement, les données sur l'agrégation des nématodes nécessitent beaucoup de temps d'observation, et de tels jeux de données sont rares et seulement disponibles pour les espèces phytoparasites présentant une importance économique.

### **Objectifs de la thèse**

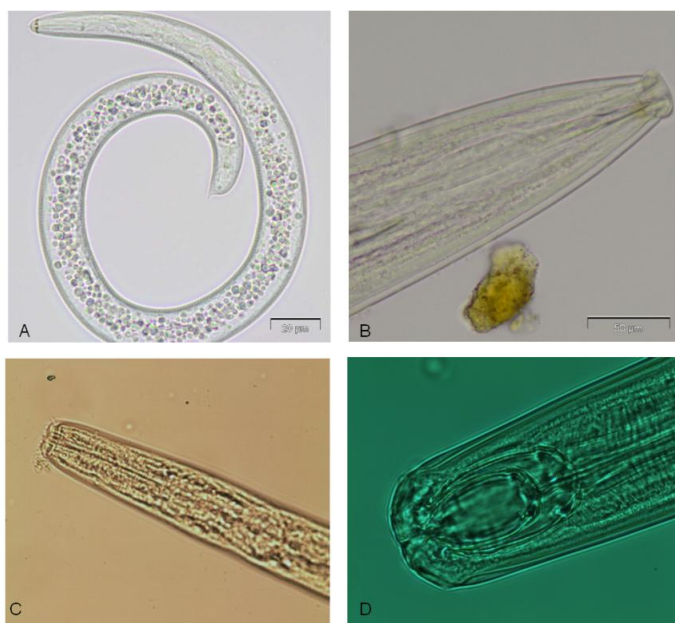
**L'objectif de cette thèse est donc de déterminer si des apports de matière organique dans un sol de bananeraie favorisent la régulation des nématodes parasites du bananier. Plus précisément, nous avons tenté dans ce travail de répondre aux trois questions suivantes :**

- 1. Est-il possible de réguler des populations de nématodes phytoparasites du bananier et de diminuer leur nuisibilité par l'apport de différents types de matières organiques, brutes ou compostées ?**
- 2. Lorsqu'il y a régulation, quels sont les mécanismes mis en jeu ?**
- 3. Enfin, quels sont, à l'échelle du profil cultural, les paramètres du milieu qui structurent, au champ, les populations de nématodes phytoparasites et les nématodes libres dans le sol ?**

### Méthodologie de la thèse

Pour y parvenir, **trois expériences** ont été mises en place. Deux essais en microcosme ont été menés afin d'évaluer précisément les impacts de différentes matières organiques sur la plante, les nématodes phytoparasites et la nématofaune. Un essai au champ a ensuite été réalisé en utilisant une partie des matières organiques testées afin de déterminer la manière dont les communautés de nématodes dans le sol et les racines de bananier étaient structurées dans une bananeraie. Les matières organiques utilisées lors de ces expériences proviennent de déchets urbains, de déchets agro-industriels, de déchets verts ou de composts.

Nous avons utilisé au cours de cette thèse **les nématodes du sol comme des indicateurs du fonctionnement biologique** du sol de bananeraie après un amendement organique. En raison de la facilité avec laquelle on peut les extraire du sol, puis les identifier au microscope (Figure 10, un peu moins facilement !), et parce qu'il existe des travaux qui permettent d'organiser les observations à travers des « **guildes fonctionnelles**<sup>4</sup> », les nématodes sont de bons candidats pour servir de bio-indicateurs de la diversité biologique réagissant bien aux impacts dus aux changements dans l'utilisation des terres et des pratiques culturales (Bongers et Bongers, 1998).



**Figure 10** Identification au microscope optique des nématodes. (A) phytoparasite (*Helicotylenchus multicinctus*), (B) omnivore (*Dorylaimida*), (C) bactériovore (*Plectidae*), (D) carnivore (*Mononchida*). (Tabarant P)

<sup>4</sup> Le terme "guilde" est défini ici, et dans l'ensemble du mémoire, comme « un assemblage d'espèces présentant des attributs biologiques similaires et des réponses similaires aux conditions environnementales » (Ferris et al ; 2001).



La nématofaune a en effet souvent été utilisée comme indicateur de la structure et du fonctionnement des réseaux trophiques telluriques (Neher, 2001), et des pratiques agricoles (Porazinska et al., 1999; Villenave et al., 2010). Les nématodes sont présents dans tous les sols (Yeates, 1979) et sont très abondants (en général des millions  $m^{-2}$ ) et divers. Comme ils ne migrent pas vite, la structure des communautés traduit bien les conditions telluriques dans lesquelles ils se trouvent (Bongers et Ferris, 1999; Neher, 2001 ; Mulder et al., 2005). Les populations de nématodes réagissent à une prolifération de la microflore due à l'augmentation des substrats carbonés disponibles (Mulder et al., 2005). Ils répondent vite à une modification du milieu, qu'elle soit biotique et/ou abiotique, et diffèrent dans leur sensibilité et leur réponse à une perturbation. D'autre part, les nématodes occupent l'ensemble des niveaux trophiques du micro-réseau trophique tellurique, ce qui permet d'en évaluer le fonctionnement. Ainsi, les nématodes ont été classés selon deux axes : un axe trophique et un axe d'histoire de vie. Cinq groupes trophiques principaux ont été définis (Yeates et al., 1993) : bactérivores, fongivores, phytoparasites, omnivores et carnivores, ainsi que cinq classes « c-p » (pour colonisateur-persistant) décrivant leur stratégie d'histoire de vie (Bongers, 1990; Ferris et Bongers, 2006). Les nématodes les plus colonisateurs (c-p1) ont un développement rapide, font de petits adultes, des descendants nombreux à des temps de génération courts. Ils sont bactérivores et répondent favorablement à un enrichissement du milieu. Ils sont capables de rentrer en dormance (*dauer larvae*<sup>5</sup>) quand les conditions leur sont défavorables. Les nématodes c-p1 sont des indicateurs importants de la fertilité du sol. Ils peuvent être considérés comme des r-stratégistes, allouant préférentiellement leur énergie à l'accroissement des populations et sont adaptés à des environnements instables. La productivité des opportunistes généraux (c-p2) est moins extrême que celle des c-p1. La bactérivorie devient de moins en moins obligatoire et les individus ne possèdent pas de forme de diapause. Ce sont les organismes de la « faune basale ». Les espèces les plus persistantes produisent encore moins d'œufs, et deviennent aussi plus susceptibles aux perturbations environnementales (Bongers et Ferris, 1999). La présence de c-p3 suggère un réseau trophique qui devient mieux structuré mais reste rudimentaire alors que les c-p5 ne peuvent pas se maintenir dans des conditions perturbées. Ce sont des individus les plus K-

---

<sup>5</sup> Stade de développement alternatif des nématodes, plus résistant aux conditions dégradées de l'environnement. Le stade *dauer* correspond généralement à un épaississement de la cuticule du nématode, une diminution de la taille de la bouche, une réserve de graisse au niveau de l'intestin et une immobilité.

stratégistes : ils sont adaptés pour être les plus compétitifs (que les r-stratégistes). Ils présentent un développement lent, des adultes, de grande taille des descendants de grande taille et peu nombreux. Ils présentent des temps de génération longs. L'association des groupes trophiques et aux classes c-p donne naissance aux guildes fonctionnelles décrites par Bongers et Bongers (1998).

### **Présentation du mémoire**

Ce document est structuré en trois chapitres, suivis d'une conclusion générale de nos résultats.

**Le chapitre 1** présente les effets sur la régulation des nématodes parasites du bananier de quatre matières organiques brutes, comparées dans une étude en microcosme. Ce chapitre est séparé en deux parties : la première expose les effets des différents amendements sur la croissance de la plante, les populations de nématodes phytoparasites et leurs impacts sur les racines du bananier. La seconde discute des effets des amendements sur les communautés de nématodes. Nous proposons en conclusion des hypothèses sur les mécanismes de régulation des nématodes phytoparasites.

**Le chapitre 2** présente les effets de quatre composts sur la régulation des nématodes parasites du bananier à l'aide également d'une expérimentation en microcosme. Les populations des nématodes phytoparasites dans les racines, la croissance de la plante et les communautés de nématodes dans le sol ont été étudiées, ce qui nous permet en conclusion de discuter également des mécanismes de régulation des nématodes phytoparasites.

Enfin, **le chapitre 3**, basé sur une expérimentation au champ, est une tentative d'analyse de l'effet des variables du milieu sur la composition de la nématofaune du sol et sur les nématodes phytoparasites dans les racines dans un sol de bananeraie.

Chapitre 1 :

Effets de quatre matières organiques  
brutes sur le contrôle des nématodes  
parasites du bananier et sur les  
communautés de nématodes dans le sol :  
essai en microcosme

## **Chapitre 1: Effets de quatre matières organiques brutes sur le contrôle des nématodes parasites du bananier et sur les communautés de nématodes dans le sol : essai en microcosme**

Ce chapitre est décomposé en deux parties correspondant à deux articles.

La première partie présentera l'effet de matières organiques sur la croissance du bananier, le contrôle des nématodes parasites et les modifications dans l'interaction plante/nématode qui en découlent.

Cet article est paru dans la revue *Biology and Fertility of Soils* sous la référence :

Tabarant, P., Villenave, C., Risède, J-M., Roger-Estrade, J., Dorel, M. 2011 Effects of organic amendments on plant-parasitic nematode populations, root damage and banana plant growth. *Biology and Fertility of Soils*. DOI: 10.1007/s00374-011-0541-9

La seconde partie traitera des modifications dans la structure des communautés de nématodes du sol et discutera des mécanismes de régulation des nématodes phytoparasites.

Cet article a été soumis à *Applied Soil Ecology* (actuellement en 3<sup>ème</sup> lecture) sous la référence :

Tabarant, P., Villenave, C., Risède, J-M., Roger-Estrade, J., Thuriès, L., Dorel, M. 2011 Effects of different organic amendments on banana parasitic and soil nematode communities.

## **Partie 1: Effects of organic amendments on plant-parasitic nematode populations, root damage and banana plant growth**

### **1.1.1. Abstract**

Nematodes are major pests for crops, including banana. Environmentally friendly methods for managing plant-parasitic nematodes have to be developed, such as organic material application. Our study focuses on the impacts of several organic amendments on banana plants, considering mainly their effect on soil nitrogen supply and soil microbial biomass, and the consequences on plant-parasitic nematode impacts on the plants. A microcosm experiment for 13 weeks was conducted to evaluate four organic materials: sugarcane bagasse, sugarcane sludge, plant residues, and sewage sludge, compared to a control without organic amendment. Input of organic materials led to an important change on nitrogen resource, and plants grew better when the N availability was the highest. But better growth conditions did not necessarily reduce parasitic nematodes impacts on the roots. Damage on the roots depended on plant-parasitic nematode density. Three of four tested amendments exhibited a regulator effect on plant-parasitic nematode populations (bagasse, sugarcane sludge, and plant residues). Root growth was not the explanatory factor for this regulation. Only sugarcane sludge led to an overall positive effect on the plant, increasing its growth and reducing its parasitism pressure. The other organic materials exhibited an antagonism between the promoted plant growth and the reduced nematode populations.

### **1.1.2. Introduction**

Plant-parasitic nematodes are a major constraint for banana cropping (Gowen et al., 2005). Chemical nematicides, mostly organophosphates and carbamates, have been the main method of managing plant-parasitic nematodes in banana crops. Because of concerns about the toxic impacts of nematicides on human health and environment (Matthews, 2006), environmentally friendly alternative methods for managing plant-parasitic nematodes have to be developed.

In French West Indies, the nematodes community parasitizing banana is mainly composed of the migratory endoparasites, *Radopholus similis*, and *Pratylenchus coffeae*; the migratory semi-endoparasites *Helicotylenchus multicinctus*, and *Hoplolaimus seinhorsti*; the sedentary endoparasites *Meloidogyne* spp., and the sedentary semi-endoparasite *Rotylenchulus reniformis* (Gowen et al., 2005). Banana root damage by nematodes results in lower uptake of water and nutrients, which reduces average bunch weight by up to 25%, in lengthening the vegetative cycle and in increased uprooting particularly if plants are bearing a fruit, which causes a great strain on the proximal parts of the primary roots (Quénéhervé et al., 1991). The current cultivation method that associates a fallowing period and then a plantation with nematode-free micro-propagated seedlings is very efficient to control *R. similis* at least during the first two vegetative cycles (Mateille et al., 1993; Chabrier and Quénéhervé, 2003). However, other plant-parasitic nematodes can persist, particularly *P. coffeae*, which is considered as the second most damaging nematode in banana crops of French West Indies (Gowen et al., 2005).

The efficiency of organic material supply for the control of plant-parasitic nematodes (and other soil-borne diseases) has already been tested for many crops (Oka, 2010). However, in the case of banana crops, few experiments have been done. Moreover, results of these experiments are inconsistent. Pattison et al. (2006) found that some tested organic amendments diminished the densities of *R. similis* in the roots. Those authors suggested that the supply of organic material increased soil biodiversity and thus nematode regulation through biological control mechanisms (such as predation or competition). Conversely, McIntyre et al. (2000) showed, in field experiments, that organic inputs improved crop growth and yield (due to greater soil fertility), while plant-parasitic nematodes were not suppressed. In their experiment, better plant vigor probably mitigated the negative impact of plant-parasitic nematodes.

In this paper we addressed the following question: Can organic amendments induce suppression of plant-parasitic nematode populations from banana crop soil, and reduce their damage on the roots?

An experiment was conducted in microcosms where banana plants were grown on soil from banana field to assess the effect of different organic amendments on soil N availability, plant-parasitic nematode populations in the roots, root damage and plant growth. Root damage was assessed by an innovative method based on color analysis. In this paper, we focused on the closed relationship between the plant and its community of plant-parasitic nematodes, and we analyzed

how this relationship was modified after an organic input. We used organic amendments that were locally available because of their accessibility and their possible utilization in the island.

### **1.1.3. Materials and methods**

#### ***1.1.3.1. Soil, plant material, and organic amendments***

Soil was collected in the 0–20 cm layer of a banana field of Guadeloupe (16°N, 61°W) in June 2008. This soil was classified as Haplic Nitisol (IUSS Working Group WRB, 2006), comprising 80% clay; 14% silt; 6% sand; pH (H<sub>2</sub>O) 5.45; 1.80% organic C and 0.16% total N. After sieving at 13mm, the soil was hand-blended with organic amendments, namely sugarcane bagasse, sewage sludge, sugarcane refinery sludge and plant residues, before being placed in 3L-pots (about 3kg dry soil per pot). Bagasse is a by-product coming from the sugarcane pressed to produce rum. Sugarcane refinery sludge (also called filter mud) is a major cane processing waste, recovered from press and vacuum filters when sludge from the clarification process by Calcium salts is dewatered. Plant residues mainly came from the plant pruning in Guadeloupe and had been crushed in about 5-cm piece before incorporation. The biochemical characteristics of these amendments are shown in Table 1. Into each treatment, we placed fresh amount of amendment so that 60g dry matter was exactly blended to the soil in each 3L-pot. The pots were then placed in a greenhouse for an incubation period of three weeks. At the end of this incubation period, a banana seedling issued from tissue culture (*Musa acuminata*, subgroup Cavendish, cv. Grande-Naine) was planted in each pot. Bananas were then grown for 10 weeks. Soil moisture was maintained near and always below field capacity in order to avoid any water stress, preventing any soil anoxia and drainage: three times a week, each pot was weighed, and distilled water was supplied to maintain soil water content at field capacity during the whole experiment, and every three weeks, the pot reference weight was corrected by measuring the fresh biomass of one plant per treatment.

	Main characteristics			Fractions of organic matter (g.kg <sup>-1</sup> dry soil)			
	Organic C (g.kg <sup>-1</sup> dry soil)	Total N (g.kg <sup>-1</sup> dry soil)	C:N	ND-S	Hem	Cel	Lig
Sugarcane bagasse	8.13	0.21	39	3.45	4.65	7.25	1.98
Sugarcane factory ludge	2.67	0.16	17	4.84	3.05	3.28	1.66
Plant residues	3.92	0.16	25	1.43	1.98	5.56	3.03
Sewage sludge	5.33	0.81	7	7.69	2.85	0.59	1.58

**Table 1** Characteristics of four raw organic amendments. Organic C, total N were expressed as % on dry matter. Total N and organic C were determined by dry combustion. Neutral detergent soluble fraction (ND-S), hemicelluloses (Hem), cellulose (Cel) and lignins (Lig) were determined by stepwise digestion of fibers

### ***1.1.3.2. Experimental design***

The experiment compared the effect of five treatments: sugarcane bagasse (SCB), sewage sludge (SES), sugarcane factory sludge (SCS), also called filter mud, plant residues (PLR), and a control without amendment (CTL). Each treatment was replicated in 12 pots, randomly located in the greenhouse. Three pots were used to assess soil and banana plant mineral N status. Nine others were used to assess banana plant growth, banana root necrosis, and plant-parasitic nematode abundances in banana roots. Measurements were made at four dates: (1) stage O (original stage), (2) three days after amendment application, stage A, (3) three weeks later, stage P (planting of banana), and (4) stage F (final stage), ten weeks later.

### ***1.1.3.3. Soil mineral and microbial nitrogen***

Soil microbial biomass and mineral N were measured for each treatment from 3 soil samples taken from 3 pots randomly chosen. Soil microbial biomass, expressed as microbial N, was measured according to the fumigation-extraction method (Amato and Ladd, 1988). Soil mineral N was also measured by colorimetry after N extraction with a KCl 1M solution (AFNOR, 2007).

### ***1.1.3.4. Plant growth and banana N content***

At stage P, banana dry matter and plant N content were determined on 6 plants. At stage F, for one given treatment, shoot dry matter was determined after oven drying at 60°C for 4 days, on the twelve banana plants. Root dry matter, measured after oven drying at 60°C for 4 days, was determined on three banana plants randomly chosen, from which we determined N plant content (shoot plus root parts). Root fresh matter was measured on the nine other bananas.



### 1.1.3.5. *Banana available N*

Available N for plant ( $N_{\text{available}}$ ) was determined according to the following equation:

$$N_{\text{available}} = N_{\text{plant uptake}} + N_{\text{min}}^{\text{F}} \text{ with,}$$

$$N_{\text{plant uptake}} = \text{Plant N content at stage F} - \text{plant N content at stage P,}$$

$$N_{\text{min}}^{\text{F}} = \text{Pot (i.e. soil and amendment) mineral N at stage F.}$$

### 1.1.3.6. *Plant-parasitic nematodes and root necrosis analysis*

At stage F, each root system was scanned, with a resolution of 600 dpi. WinRHIZO 2009a Software (Regent Instruments Canada Inc.) was used to calculate the surface of healthy and necrotic part of the root system after defining the color classes characterizing each part. The color of root necrosis due to soil-borne pathogens turned from reddish to black while healthy root were white. The necrosis rate was expressed as necrotic surface area over total root surface area.

Then, the nematodes in the roots were extracted using a centrifugal-flotation technique (modified from Coolen and D'Herde, 1972). Root systems were crushed in a blender. This suspension was poured on a sieve column and then abundantly washed. The later residues through the last sieve (32 $\mu\text{m}$ ) were gently washed in a 500ml centrifuge tube. A first centrifugation (1500g for 5min) discarded the supernatant. The centrifuge tube was then filled with a solution of  $\text{MgSO}_4$  (1.17g/L). A second centrifugation (1500g for 5min) was performed and the supernatant containing nematodes was collected on a 5 $\mu\text{m}$  sieve. Plant-parasitic nematodes were counted and identified three times in 1ml aliquots out of a 100-ml volume using a binocular microscope (X400). For a given species, we calculated two variables: nematode abundance, as the total number of nematodes in the whole root system and nematode root density, as the number of individuals per 100g fresh root. Nematode abundance was used to assess the effect of treatments on nematode community regulation in the microcosm. We did not use nematode density in the roots although this measure is often used to assess plant-parasitic nematode in the roots, especially for field experiments. In fact, using root densities introduces a second variable (i.e. root biomass) that might vary between the treatments: root density was not thus a stable indicator of nematode regulation. Nematode density was used to explain root damages assessed through necrotic rate.

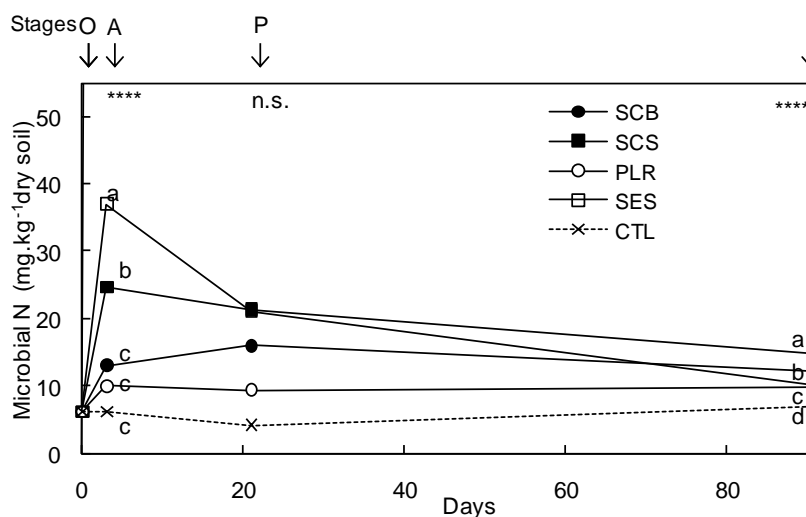
### 1.1.3.7. Statistical analysis

Soil N data and nematode data were  $\log(x+1)$ -transformed to normalize variances prior to analysis. ANOVA, Tukey's multiple comparison (P value threshold: 0.05), and regression were performed using XL STAT (version 2009 6 02, Addinsoft). Lastly, total plant-parasitic nematode abundance was submitted to an analysis of covariance (ANCOVA) in which organic amendment treatment was the qualitative factor and fresh root biomass was the quantitative co-factor, performed with XLSTAT (Version 2009.6.02, Addinsoft).

## 1.1.4. Results

### 1.1.4.1. Changes in soil microbial N and mineral N

Changes on soil microbial N differed between treatments (Fig. 1). At stage A, the highest soil microbial biomass N was observed for treatments with sewage sludge (SES) and sugarcane refinery sludge (SCS) compared to treatments with bagasse (SCB) and plant residues (PLR) and the control (CTL). At stage F, soil microbial biomass N in SES and SCS stayed higher than that of the control even though SES treatment values fell greatly. In SCB and PLR, soil microbial biomass N overcame that of the control.



**Fig. 1** Soil microbial N in the five treatments (SCB=sugarcane bagasse, SCS=sugarcane factory sludge, PLR=plant residues, SES=sewage sludge and CTL=control) for the stages O (original stage without amendment), A (stage after amendment application), P (stage at banana planting) and F (final stage). Means (n=3) at each stage followed by the same letter are not significantly different (n.s., not significant;\*\*\*\*,  $p<0.0001$ )

As shown in Fig. 2, treatment SES had the highest mineral N content at stage A and was significantly higher than the initial value (stage O). Conversely, mineral N contents were significantly lower in SCB, PLR, and SCS and were significantly lower than the initial value. At stage F, mineral N content did not differ between PLR, SCB and CTL, and mineral N content in SCS overcame that of the control. Mineral N content in SES diminished greatly but remained the highest.

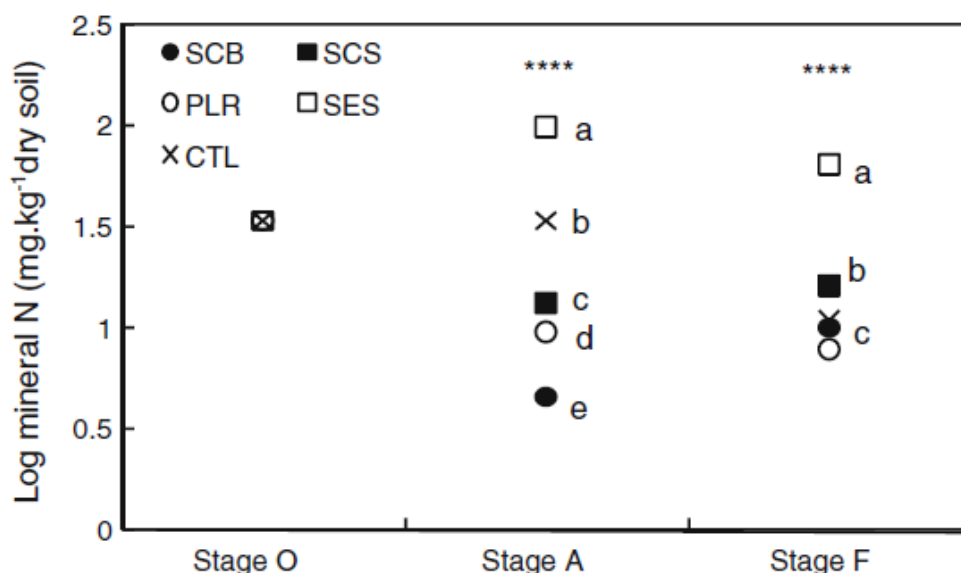
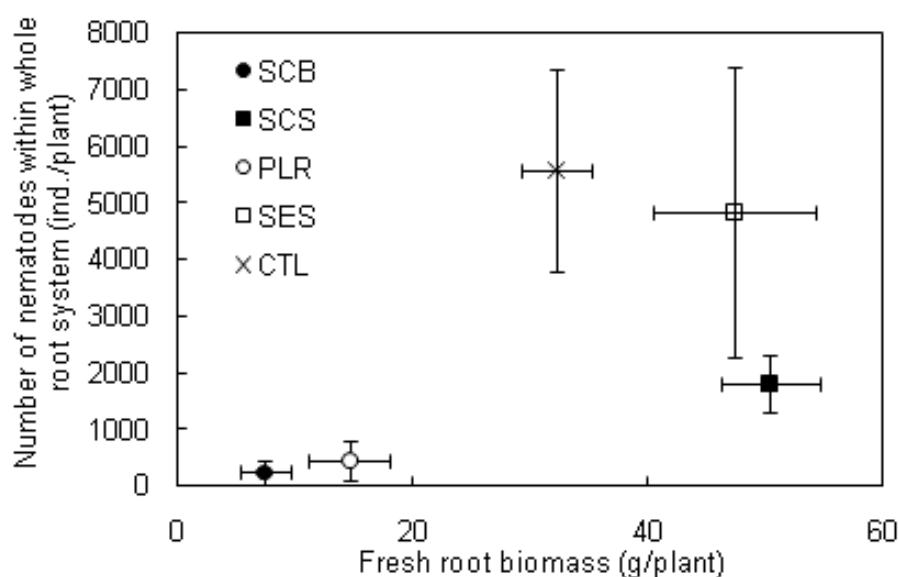


Fig. 2 Soil mineral N in the five treatments (SCB=sugarcane bagasse, SCS=sugarcane factory sludge, PLR=plant residues, SES=sewage sludge and CTL=control) for the stages O (original stage without amendment), A (stage after amendment application) and F (final stage). Means (n=3) at each stage followed by the same letter are not significantly different (\*\*\*\*,  $p < 0.0001$ )

#### 1.1.4.2. Banana growth and plant-parasitic nematodes

Banana plant grew the best in treatments SES and SCS (respectively 20.2g and 14.9g), in contrast, plants in SCB exhibited the smallest biomasses (2.2g) ( $P < 0.0001$ ). Their growth in SCB was restrained in comparison with the control banana plants ( $P < 0.0001$ ). Banana plant growth was closely linked to available mineral N ( $R^2 = 0.98$  by a sigmoidal adjustment, with the formula  $y = 20.1 / (1 + e^{(2.95 - 0.002x)})$ ). Banana growth in SES attained the plateau of the regression (20.1g) suggesting a maximized plant growth in this treatment.

Relationship between plant-parasitic nematode abundance within whole root system and root biomass is presented in Fig 3. This figure shows that for higher root biomasses than those of the control, SES exhibited plant-parasitic nematode abundances near to those of the control. Treatment SCS exhibited lower plant-parasitic nematode abundance within higher root biomass than the control, whereas SCB and PLR exhibited lower nematode abundance within lower root biomass than those of the control.



**Fig. 3 Relationship between plant-parasitic nematode abundance within the whole root system and root biomass according to treatments (SCB=sugarcane bagasse, SCS=sugarcane factory sludge, PLR=plant residues, SES=sewage sludge and CTL=control)**

The effects of organic material treatment and of root biomass on the abundances of plant-parasitic nematodes were evaluated by an ANCOVA without interaction (P value of variance analysis <0.0001). We first built a model of ANCOVA with interaction between the two factors in which the effects of interaction were not significant (data not shown). According to the ANCOVA without interaction, the effect of the root biomass on the abundances of plant-parasitic nematodes was not significant (P value = 0.14); in contrast, the effect of organic material treatment was highly significant (P value<0.0001).

The abundances within the root system and the root densities of plant-parasitic nematodes are presented in Table 2. In treatments SCB, PLR and SCS, their total abundances were significantly lower than in the control and the treatment SES. We also observed differences between species:

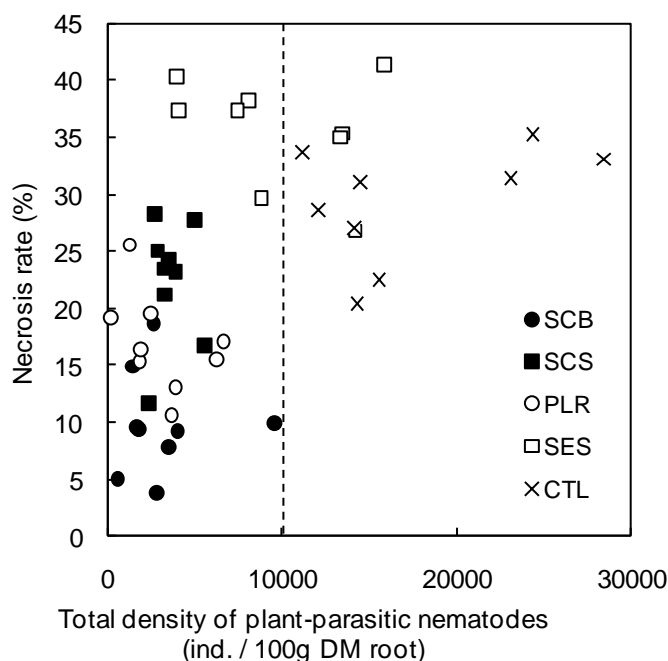
while *Pratylenchus coffeae* was significantly suppressed in SCB, SCS, and PLR, the abundance of *Meloidogyne* spp. was lowered only in SCB. The root densities of plant-parasitic nematodes were also lower in treatments SCB, SCS and PLR than in SES and the control; even if the root density of *P. coffeae* in SES were lower than the control.

	SCB	SCS	PLR	SES	CTL	P
Nematode abundance (ind. per whole root system)						
Total	<b>237 C</b>	<b>1804 b</b>	<b>456 c</b>	<b>4837 ab</b>	<b>5574 a</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
<i>H. multincinctus</i>	0	18	0	11	11	0.054
<i>Meloidogyne</i> spp.	<b>4 B</b>	<b>181 a</b>	<b>85 ab</b>	<b>278 a</b>	<b>396 a</b>	<b>&lt; 0.001</b>
<i>P. coffeae</i>	<b>211 C</b>	<b>567 b</b>	<b>274 c</b>	<b>2626 a</b>	<b>4511 a</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
<i>R. reniformis</i>	<b>22 B</b>	<b>1026 a</b>	<b>89 b</b>	<b>1915 a</b>	<b>619 a</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
<i>H. seinhorsti</i>	0	11	7	7	37	0.192
Nematode density in roots (ind./100g fresh root)						
Total	<b>3107 B</b>	<b>3601 b</b>	<b>3124 b</b>	<b>9905 a</b>	<b>17509 a</b>	<b>&lt;0.0001</b>
<i>H. multincinctus</i>	0	39	0	24	36	0.06
<i>Meloidogyne</i> spp.	<b>44 B</b>	<b>371 ab</b>	<b>559 ab</b>	<b>597 a</b>	<b>1226 a</b>	<b>&lt;0.001</b>
<i>P. coffeae</i>	<b>2764 Bc</b>	<b>1137 c</b>	<b>1904 c</b>	<b>5298 b</b>	<b>14197 a</b>	<b>&lt;0.0001</b>
<i>R. reniformis</i>	<b>299 B</b>	<b>2030 b</b>	<b>607 a</b>	<b>3071 a</b>	<b>1939 a</b>	<b>&lt;0.0001</b>
<i>H. seinhorsti</i>	0	24	55	16	112	0.21

**Table 2** Abundances nematodes within whole root systems and root densities of banana parasitic nematodes according to treatments (SCB=sugarcane bagasse, SCS=sugarcane factory sludge, PLR=plant residues, SES=sewage sludge and CTL=control). Means (n=9) followed by the same letter are not significantly different

#### 1.1.4.3. Root necrosis

Relationship between root necrosis rate and density of plant parasitic nematodes in the roots is presented in Fig. 4. This figure shows that for a given density (lower than 10,000 individuals for 100 g DM roots), the necrosis rate varied with the treatment (SCB, SCS, and PLR). For higher densities (SES and the control) the necrosis rates were high.



**Fig 4 Relationship between root necrosis rate and total density of plant-parasitic nematodes in roots according to treatments (SCB=sugarcane bagasse, SCS=sugarcane factory sludge, PLR=plant residues, SES=sewage sludge and CTL=control)**

## 1.1.5. Discussion

### 1.1.5.1. Nitrogen dynamics and banana plant growth

Our results showed that the changes in banana growth that were observed between the treatments were highly related to the quantity of available N added. This relationship can be adjusted with a sigmoidal function which fits well conceptually with plant N limitation at low available N quantities. The greatest N supply and microbial biomass were obtained with sewage sludge (SES). Adding sewage sludge to the soil provided high quantities of mineral N, already present in this organic material at its application. Moreover, this amendment was probably full of microorganisms, whose activity caused considerable net N mineralization and whose mortality released N during the trial. These results are supported by those of Stamatiadis et al. (1999), who observed great stimulation of microbial activity and increased net N mineralization after sewage sludge addition. The fast disappearance of microbial biomass with the SES treatment was probably due to fast depletion of C resources from a low C: N ratio-substrate. In contrast, treatment with sugarcane bagasse (SCB) supplied almost no N to banana plants. Sugarcane

bagasse also exhibited a high C: N ratio. The microbial biomass that developed throughout the trial with this treatment took soil mineral N, causing N immobilization under organic N (« N deficiency » phenomenon) that limited banana growth. Between these two extremes, the available N quantity at the end of the trial with plant residues (PLR) was equivalent to that of the control. This amendment exhibited a C: N ratio between that of SES and SCB and a high and recalcitrant-degradation lignin-like fraction (Thuriès et al., 2002). These characteristics explain the low N release after an immobilization period. Lastly, sugarcane sludge (SCS) also led to N immobilization, which then permitted higher N release than that of PLR, because of a more favorable biochemical composition.

#### ***1.1.5.2. Nematode regulation and parasitism impacts on banana plants***

Our results showed that only three amendments induced nematode regulation, namely sugarcane bagasse, sugarcane refinery sludge and plant residues. In the conditions of our experiment, the root system dimension was not a major factor explaining the plant-parasitic nematode abundances in the roots, although others authors showed a relationship between populations of plant-parasitic nematodes and plant development stage (*e.g.* Villenave et al., 2010; Yeates, 1987). As a result, even the smallest root system might be amply sufficient to sustain the growth of plant-parasitic nematode populations. The observed differences in nematode abundance between the treatments were due to organic material inputs.

Our results showed also that each amendment had its own impact on the populations of plant-parasitic nematodes. The three regulated taxa, to wit *P. coffeae*, *R. reniformis* and *Meloidogyne* spp., did not respond the same way with the three regulatory organic materials: sugarcane bagasse exhibited a generalized effect whereas sugarcane sludge was the most selective treatment. Pattison et al. (2006), like us, showed a variability of effects after different C compound inputs (such as lignins and cellulose) on *Meloidogyne* spp. and *R. similis*. Our results on regulation efficiency of different amendments are supported by Pattison et al. (2006), who found no regulation of banana parasitic nematodes with sewage sludge and by Stirling et al. (2005) who also showed nematode regulation after sugarcane trash inputs. In our experiment, SCS appears to be the most efficiency amendment, decreasing parasitism pressure and enhancing plant growth. The mechanisms of plant-parasitic nematode regulation were not presented in this paper, except that of plant resources. Many different regulation mechanisms can occur, which can be biologic, such as predation by nematodes and fungi, or induced resistance of the plant, or

abiotic, such as the release of ammonia (see the review by Oka, 2010). Our results also highlighted the importance to take account the biochemical composition of organic amendments when regulation mechanisms are studied.

The three regulated taxa have different parasitism strategies (Yeates et al., 1993). According to the parasitism type, symptoms and damage inflicted on banana plant depend on species. Migratory endoparasites (*P. coffeae*) are the most injurious. The nematodes penetrate into the root and feed on the cytoplasm of adjacent cells that merge to form tunnels (Lewis and Pérez, 2004). Cell necroses occur and cavities become avenues for secondary infections (Risède and Simoneau, 2004). *Meloidogyne* spp. are able to cause severe galls and put off root system growth (Starr and Veech, 1986). Nevertheless, *Meloidogyne* spp. and *R. reniformis* are not considered important pathogens for banana plants (Gowen et al., 2005). Considering the characteristics of *P. coffeae*, the necroses can be attributed to them.

Our study also showed that the decrease in banana root damage, observed after the addition of three of amendments (SCB, SCS, and PLR), is partially explained by the decrease in plant-parasitic nematode populations, as observed 10 weeks after banana planting. The differences observed in necrosis rates between these three treatments may be explained by different nematode population dynamics: for SCS, a higher necrosis rate was observed despite low densities, which suggests the nematodes were more numerous but their abundance decreased at the end of the trial, probably because of regulations induced by organic material inputs. In contrast, SCB exhibited, at an equivalent plant-parasitic nematode density, a necrosis rate that suggests plant-parasitic nematodes stayed at a low level throughout the experiment. The status with treatment PLR was between the two others.

In the case of SES, better banana growth led to a dilution of *P. coffeae* populations in the roots, as shown with the nematode density in the roots, but this did not attenuate plant-parasitic nematode damage on root system; the necrosis rate was equivalent to that of the control. Actually, N supply may have increased plant sensitivity to pathogens (Dordas, 2008). The main reasons for the greater plant sensitivity towards obligatory parasites when much N is supplied are the various anatomical and biochemical changes in plant together with the increase in the content of the low-molecular-weight organic N compounds used as substrates for parasites.



## **Acknowledgments**

This work was partly granted by a CIFRE convention. The authors gratefully acknowledge P. Villemin (SITA Verde S.A.S., Baie-Mahault, Guadeloupe) for his support.

## **Références à la fin du mémoire**

## **Partie 2: Effects of different organic amendments on banana parasitic and soil nematode communities**

### **1.2.1. Abstract**

Plant-parasitic nematodes are injurious cropping pests and were until now mainly managed by chemical nematicides. However, safe and alternative methods have to be developed, such as organic material application. Our study has evaluated (i) the effect of 4 organic amendments with different biochemical composition which are abundantly produce in the study area (Guadeloupe, French West Indies) on soil nematode communities and (ii) some of the suppression mechanisms of banana parasitic nematodes, especially those involving the soil food web. This study is based on a microcosm experiment comparing the following amendments: sugarcane bagasse, sugarcane sludge, plant residues and sewage sludge. Organic amendments permitted to decrease the root abundances of plant-parasitic nematodes by 96% in the case of the most efficiency amendment, namely sugarcane bagasse. For this treatment, soil densities of carnivorous nematodes also were significantly 6 times higher than the treatments without organic amendment. Plant residues and bagasse were mainly composed of materials that can be decomposed with difficulty, namely cellulose and lignins. These organic materials permitted development of fungivorous and carnivorous nematode populations and increased the Channel Index (CI). *Pratylenchus coffeae* control after sugarcane refinery sludge application remained unexplained. Lastly, sewage sludge, composed mainly by easily-degradable compounds, did not permit nematode control, and only bacterivorous nematode populations were enhanced.

### **1.2.2. Introduction**

In intensive cropping systems, plant-parasitic nematodes have been managed for decades by chemical products (mainly organophosphates and carbamates). However, chemical nematicides generally permit only partial and short-term control of nematodes (Moens et al., 2004) and can be

detrimental to human health and environment (Matthews, 2006). To suppress plant-parasitic nematodes, alternative strategies must be developed that preserve the environment and sustain productivity.

Application of organic materials such as chitin (Rodriguez-Kabana et al., 1987), crop residues (Piedra Buena et al., 2007), or green manures (Abawi and Widmer, 2000) has been proposed to control plant-parasitic nematodes for numerous crops. However, Akhtar and Malik (2000) reported discrepant results about the efficiency of organic amendments on plant-parasitic nematode suppression. One of the main reasons for this is the diversity of the nature of the organic materials tested.

In banana crops, few experiments have evaluated the suppression of banana parasitic nematodes by organic amendments and here also results are inconsistent. Pattison et al. (2006) found that some organic amendments, such as banana residue or mill mud, could reduce the populations of the banana parasitic nematode *Radopholus similis* in greenhouse experiments. Those authors suggested that, when suppression occurred, it was associated with high soil labile carbon content and low soil nitrate content, thereby increasing soil nematofauna diversity. On the other hand, the study of McIntyre et al. (2000) in field experiments did not show plant-parasitic nematode suppression after mulching with a mixture of chopped maize stalks and grass.

The mechanisms of plant-parasitic nematode suppression by inputs of organic matter are highly diverse, interactive and remain poorly understood (see the review by Oka, 2010). It has been suggested that carnivorous nematodes may serve in biological control of plant-parasitic nematodes in organic systems (Khan and Kim, 2007; Bilgrami, 2008), but experimental evidence is lacking. Application of organic materials can favor nematode top consumers, such as nematode-trapping fungi or nematode parasitic fungi and bacteria (Dong and Zang, 2006). Moreover, interactions can occur between plant-feeding nematodes when for instance one species reduces the feeding site abundance (preemptive competition) or the quantity of available food resources (consumptive competition) (Boag and Alphey, 1988; Araya and de Waele, 2004; Brinkman et al., 2004). These interactions have been reported for banana parasitic nematodes (Quénéhervé, 1989; Tixier et al., 2006), and there are more complex relationships within plant-parasitic guild such as amensalism or cooperation (Villenave and Cadet, 1998). Lastly, chemical control during organic material degradation could also be involved in nematode suppression (Chitwood, 2002), in particular by ammonia release (Rodriguez-Kabana et al., 1987).

In this paper we addressed the following question: Do organic amendments induce biological regulation of plant-parasitic nematode populations from banana crop soil and what are the suppression mechanisms which are involved with the different amendments?

The purpose of this study was (i) to assess the role of the biochemical composition of organic amendments on their effects on soil nematode communities and (ii) to identify some of the mechanisms leading to the control of banana parasitic nematodes, especially mechanisms involving trophic relationships within the soil food web. This study was based on a microcosm experiment reproducing the field conditions and comparing the effect of four amendments with different biochemical compositions on nematode communities. To assess the structure and diversity of the nematofauna, we used the method of nematofauna analysis proposed by Bongers and Bongers, 1998. This method has proved to be efficient to characterize not only the structure and functions of soil food webs, but also their responses to soil perturbations (Bongers and Ferris, 1999; Neher, 2001; Mulder et al., 2005) and their sensitivity to agricultural practices (Porazinska et al., 1999; Villenave et al., 2010).

### **1.2.3. Materials and methods**

#### ***1.2.3.1. Soil, plant material, and organic amendments***

Soil was collected in the 0–20 cm layer of a banana field of Guadeloupe (16°N, 61°W) in June 2008. This soil was classified as Haplic Nitisol (IUSS Working Group WRB, 2006), comprising 80% clay, 14% silt, 6% sand; pH (H<sub>2</sub>O) 5.45; 1.80% organic C, 0.16% total N and 3.10% organic matter. After sieving at 13mm, the soil was hand-blended with organic amendments, namely sugarcane bagasse, sugarcane refinery sludge, plant residues and sewage sludge before being placed in 3L-pots (about 3kg dry soil per pot).

Bagasse is by-product of the sugar extraction from sugar cane process. Sugarcane refinery sludge (also called filter mud) is a major cane processing waste, recovered from press and vacuum filters when sludge from the clarification process by Calcium salts is dewatered. Plant residues mainly came from pruning in Guadeloupe and the biggest piece had been crushed in about 5-cm piece before incorporation. Sewage sludge was collected after municipal sewage conditioning. The amount of fresh amendments added to each 3L-pot represented 60g dry matter per pot (*i.e.* 24tons dry matter/ha, assuming a burying depth of 10cm and a soil bulk density of

0.8kg/dm<sup>3</sup>, *i.e.* 13kg dry matter/banana plant, assuming 1800 bananas/ha). The pots were then placed in a greenhouse for a 3 week-incubation period. At the end of this incubation period, a young banana plant from tissue culture (*Musa acuminata*, subgroup Cavendish, cv. Grande-Naine) was planted in each pot. Banana plants were then grown for ten weeks without fertilization. Soil moisture was maintained at field capacity in order to avoid water stress and soil anoxia: three times a week, each pot was weighed and then distilled water was supplied to maintain field capacity. Every three weeks, the pot reference weight was corrected by measuring the fresh biomass of one plant per treatment. During the experiment, the conditions in the greenhouse were as follows: mean global radiance of 8.25 MJ m<sup>-2</sup>, 85% mean relative humidity, and 23.8°C mean temperature.

### **1.2.3.2. Experimental design**

The experiment compared the effect of five treatments: sugarcane bagasse (SCB), sewage sludge (SES), sugarcane refinery sludge (SCS), plant residues (PLR), and a control without amendment (CTL). Each treatment was replicated in nine pots, randomly located in the greenhouse. Soil sampling in pots was performed at four dates: (1) before organic material inputs, stage O, (2) three days after amendment application, stage A, (3) three weeks later, stage P (at planting of banana), and (4) at the end of the experiment, *i.e.* 10 weeks after banana planting (stage F). Plant sampling was performed at stage F.

### **1.2.3.3. Chemical and biochemical characterization of the amendments and N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup> in soil**

The main organic components of the four organic amendments were measured before their application. They were air-dried at 25°C for 4 days and then ground to a 1-mm particle size before analysis. Total N and organic C contents were determined by dry combustion (AFNOR NF EN 13039, 2000). The main organic components of the amendments were determined by stepwise digestion of fibbers according to Van Soest et al. (1991): the neutral detergent soluble, hemicelluloses-like, cellulose-like, and lignin-like fractions were measured (AFNOR XP U 44 162, 2009).

Soil N-NH<sub>4</sub> contents at stage O, stage A, stage P, and stage F were measured by colorimetry after N extraction with a KCl 1 M solution (AFNOR ISO 14256-2, 2007) in order to assess the soil N-NH<sub>4</sub> maximal content.

#### 1.2.3.4. *Nematodes in roots*

At stage F, plant-parasitic nematodes were extracted from the whole root system of nine banana plants per treatment by a centrifugal-flotation technique (modified from Coolen and D'Herde, 1972). Root systems were macerated in a blender. This suspension was poured on a sieve column and then abundantly washed. The later residues through the last sieve (32µm) were gently washed in a 500ml centrifuge tube. A first centrifugation (1500g for 5min) discarded the supernatant. The centrifuge tube was then filled with a solution of MgSO<sub>4</sub> (1.16g/L). A second centrifugation (1500g for 5min) was done and the supernatant was collected on a 5µm sieve. Banana parasitic nematode taxa were counted and identified three times in 1mL aliquots out of a 100-ml volume and expressed (i) as the number of individuals per whole root system (abundance) in order to assess nematode suppression (because there was no effect of root biomass on plant-parasitic nematodes abundances in the roots, see the complementary study of Tabarant et al., 2011), and (ii) as the ratio of the total number of individuals within each species over the total number of individuals (proportion for each species).

#### 1.2.3.5. *Nematodes in soil*

Soil nematodes were examined at Stage O, Stage A, Stage P and Stage F. For each treatment, we analyzed three soil replicates. Each replicate was obtained by mixing the soil of three pots taken at random in the nine pots per treatment used for the soil nematode analyses. Nematodes were extracted by elutriation from about 300 cm<sup>3</sup> soil samples (*i.e.* about 250 g of dry soil) (Seinhorst, 1962), and counted at low magnification (100X). The composition of the soil nematofauna was determined after nematode fixation in a 6%-formoled solution and transfer to mass slides. On average, 250 juvenile and adult nematodes, taken randomly, were identified at the family or genus level for free-living nematodes and at the genus or species level for plant-parasitic nematodes in every sample (at 400-1000X magnification). Every free-living nematode taxon was then allocated to one of five main trophic groups according to Yeates et al. (1993) and also assigned to one of the five colonizer-persister (cp) classes as defined by Bongers (1990), in order to build functional guilds as proposed by Bongers and Bongers (1998). For instance, the Ba1 guild is composed of the bacterivorous nematodes within the cp-1 class. The soil nematodes were expressed as the number of individuals per 100g dry soil (density), and density for the trophic group / total density x 100 (proportion of trophic group). The nematode community composition at Stage O is presented in Table 1.

	Stage O
Nematodes (ind./100g dry soil)	2047
Bacterivores (%)	18.6
Bacterivores (ind./100g dry soil)	381
Ba1	318
Ba2	52
Ba3	0
Ba4	12
Fungivores (%)	0.5
Fungivores (ind./100g dry soil)	11
Fu2	3
Fu4	8
Omnivores (%)	0.0
Omnivores (ind./100g dry soil)	0
Omn4	0
Carnivores (%)	0.4
Carnivores (ind./100g dry soil)	9
Ca3	-
Ca4	9
Ca5	-
Plant parasites (%)	80.4
Plant parasites (ind./100g dry soil)	1646
<i>Meloidogyne</i> spp.	12
<i>Rotylenchulus reniformis</i>	1601
<i>Pratylenchus coffeae</i>	13
<i>Hoplolaimus seinhorsti</i>	0
<i>Helicotylenchus multicinctus</i>	16
others	3

**Table 1** Nematode density in soil (individuals/100g dry soil) for nematode trophic groups, nematode functional guilds, and banana parasitic nematode species, and proportion of trophic group (%) at stage O (*i.e.* before amendment application). Each functional guild grouped a trophic group (Ba=bacterivore; Fu=fungivore; Omn=omnivore; Ca=carnivore) and a c-p value (from 1 to 5).

#### 1.2.3.6. Nematode community index

Two synthetic indices were calculated on the basis of free-living nematodes at stage O, stage P and stage F. To assess soil nematode maturity, the maturity index (MI) was calculated as follows (Bongers, 1990):

$MI = \sum (v_i \times f_i)$ , where  $v_i$  is the cp value for the  $i^{th}$  family (or genus if necessary),  $f_i$  is the frequency of the  $i^{th}$  free-living nematode family (or genus) in the sample,

The channel index (CI) was calculated, according to Ferris et al. (2001):

$CI = 100 \times 0.8 Fu_2 / (3.2 Ba_1 + 0.8 Fu_2)$ , where  $Fu_2$  is the abundance of the functional guild of fungivores in  $cp=2$ , and  $Ba_1$  is the abundance of functional guild of bacterivores in  $cp=1$ . CI indicates the predominant decomposition pathway through the soil food web. Low CI values suggest a predominance of bacterial decomposer community, whereas high CI values indicate decomposition led by fungal pathway.

#### ***1.2.3.7. Statistical analysis***

Nematode data were  $\log(x+1)$ -transformed to normalize variances prior to analysis. Nematode data, soil  $NH_4^+$  and nematode community indices were analyzed by ANOVA and Tukey's multiple comparison (P value threshold: 0.05) using XLSTAT-Pro (Fahmy and Aubry, 2008). Student's *t*-tests were also performed using XLSTAT-Pro (Fahmy and Aubry, 2008).

### **1.2.4. Results**

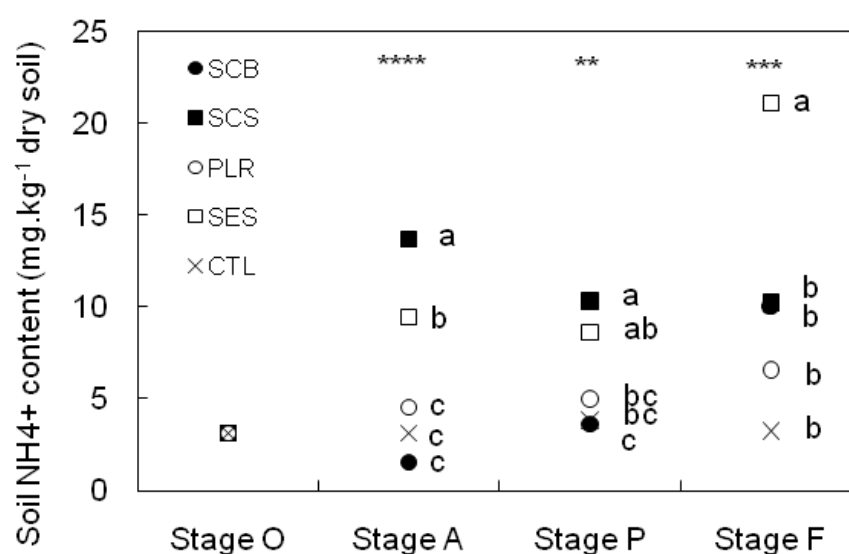
#### ***1.2.4.1. Main chemical and organic components of the four amendments***

As shown in Table 2, the inputs in the pot soil of the different chemical compounds of amendments differed. The sugarcane bagasse (SCB) and sewage sludge (SES) exhibited the highest inputs of organic C. The highest input of N was for SES, which contained four to five times more N than in the other amendments. SCB exhibited the highest C: N ratio and SES the lowest. The highest of hemicelluloses and cellulose were for SCB, whereas the highest input of soluble compounds was for SES. PLR exhibited the highest inputs of lignins. SCS was characterized by a poor lignin-like fraction compared to its three other compounds. The highest soil  $NH_4^+$  content was measured at stage F in treatment SES (21.1 mg.kg<sup>-1</sup> dry soil) and was significantly higher in SES compared to the other treatments ( $P<0.001$ ) (Fig 1).



	WC (%)	Main characteristics (g per pot)			C:N	Main fractions of organic matter (g per pot)			
		DM	Organic C	Total N		ND-S	Hem	Cel	Lig
SCB	70	60	25.2	0.65	39	10.8	14.6	22.7	6.2
SCS	83	60	8.4	0.50	17	15.2	9.6	10.3	5.2
PLR	86	60	12.3	0.49	25	4.5	6.2	17.4	9.5
SES	71	60	16.7	2.53	7	24.1	8.9	1.85	5.0

**Table 2** Main chemical and organic components of the sugarcane bagasse (SCB), sugarcane refinery sludge (SCS), plant residues (PLR), and sewage sludge (SES) added into the pots. (WC, water content, DM, dry matter; C: N ratio, ND-S, neutral detergent soluble fraction; Hem, hemicelluloses; Cel, cellulose; and Lig, lignins). Results are expressed as g per microcosm. Water contents were determined by oven drying at 105°C.



**Fig 1** Soil NH<sub>4</sub><sup>+</sup> contents at stage O (before organic material inputs), A (three days after amendment application), P (at banana planting), and F (final stage), according to treatments (SCB=sugarcane bagasse, SCS=sugarcane refinery sludge, PLR=plant residues, SES=sewage sludge, and CTL=control) Means (n=3) at each stage followed by the same letter are not significantly different (\*\*, p<0.01; \*\*\*, p<0.001; \*\*\*\*, p<0.0001).

#### 1.2.4.2. Plant-parasitic nematodes in banana roots

As shown in Table 3, the supply of SCB, SCS, and PLR caused a significant reduction in plant-parasitic nematode abundances in banana roots at harvest (stage F) compared to the control. *Meloidogyne* spp. were significantly depressed with treatment SCB, whereas root abundances of *P. coffeae* decreased in the three treatments. In particular, SCB and PLR treatments led to root populations of *P. coffeae* 10 to 20 times smaller than those of the control and SES. *R. reniformis* was depressed with treatments SCB and PLR. The supply of SES did not lead to any reduction of

plant-parasitic nematode abundances in roots. The structure of plant-parasite communities in roots was modified by the organic amendments with treatments SCB, PLR, and SES. Their root systems were proportionally less parasitized by *P. coffeae* than SCB and the control.

	SCB		SCS		PLR		SES		CTL		F-values	P
Abundance (ind. per whole root system)												
Total	237	c	1804	b	456	c	4837	ab	5574	a	43.0	< 0.0001
<i>Meloidogyne</i> spp.	4	b	181	a	85	ab	278	a	396	a	7.4	< 0.001
<i>R. reniformis</i>	22	b	1026	a	89	b	1915	a	619	a	27.1	< 0.0001
<i>P. coffeae</i>	211	c	567	b	274	c	2626	a	4511	a	28.9	< 0.0001
<i>H. seinhorsti</i>	0		11		7		7		37		0.2	0.192
<i>H. multicinctus</i>	0		18		0		11		11		2.5	0.054
Proportion (%)												
<i>Meloidogyne</i> spp.	0.43		9.48		17.1		6.70		7.52		2.2	0.085
<i>R. reniformis</i>	10.3	c	57.0	a	22.1	bc	43.4	ab	13.5	c	11.0	< 0.0001
<i>P. coffeae</i>	89.0	a	31.8	d	59.6	bc	49.3	cd	78.2	ab	13.2	< 0.0001
<i>H. seinhorsti</i>	0.00		0.57		1.15		0.26		0.58		1.1	0.393
<i>H. multicinctus</i>	0.00		1.14		0.00		0.34		0.20		2.8	< 0.05

**Table 3** Abundances within whole root systems and proportions of the five plant-parasitic nematode species according to treatments (SCB=sugarcane bagasse, SCS=sugarcane refinery sludge, PLR=plant residues, SES=sewage sludge, and CTL=control) ten weeks after banana plantation (stage F). Means (n=9) followed by the same letter in a row are not significantly different.

#### 1.2.4.3. Soil nematode community composition

Nematode densities in soil measured at stage P are presented in Table 4, according to functional guilds, trophic groups and plant-parasitic species, and the soil proportions of nematode trophic groups. The list of taxa in the different functional guilds identified during this experiment is presented in Appendix. Proportions and densities of bacterivorous nematodes were higher in the SCB, SCS and SES treatments, and to a lesser extent, in treatment PLR than in to the control. This increase in bacterivores densities was due to the increase in the Ba1 and Ba2 functional guilds. Within the fungivore group, only the Fu2 guild density and proportion increased significantly with the SCB treatment. Carnivore densities were higher for the SCB, SCS, and PLR treatments than for the control, which is mainly due to the Ca4 guild. Soil densities of plant-parasitic nematodes differed between the treatments, and their proportions in amended treatments (average 36%) were significantly lower than in the control (87%). Treatment PLR exhibited significantly lower plant-parasitic nematodes density than the control, especially because of lower *R. reniformis* populations.

	Stage P: banana planting										F-values	P
	SCB		SCS		PLR		SES		CTL			
Nematodes (ind./100g dry soil)	<b>5308</b>	<b>a</b>	<b>5288</b>	<b>a</b>	<b>2354</b>	<b>b</b>	<b>4146</b>	<b>ab</b>	<b>2605</b>	<b>b</b>	<b>8.4</b>	<b>&lt;0.01</b>
Bacterivores (%)	<b>52.5</b>	<b>a</b>	<b>55.9</b>	<b>a</b>	<b>36.5</b>	<b>b</b>	<b>60.0</b>	<b>a</b>	<b>11.6</b>	<b>c</b>	<b>57.6</b>	<b>&lt;0.0001</b>
Bacterivores (ind./100g dry soil)	<b>2787</b>	<b>a</b>	<b>2955</b>	<b>a</b>	<b>877</b>	<b>b</b>	<b>2526</b>	<b>a</b>	<b>304</b>	<b>c</b>	<b>35.9</b>	<b>&lt;0.0001</b>
Ba1	<b>2154</b>	<b>a</b>	<b>2562</b>	<b>a</b>	<b>708</b>	<b>b</b>	<b>2387</b>	<b>a</b>	<b>246</b>	<b>c</b>	<b>27.6</b>	<b>&lt;0.0001</b>
Ba2	<b>616</b>	<b>a</b>	<b>365</b>	<b>ab</b>	<b>169</b>	<b>bc</b>	<b>139</b>	<b>bc</b>	<b>55</b>	<b>c</b>	<b>12.5</b>	<b>&lt;0.001</b>
Ba3	17		28		0		0		0		2.9	0.08
Ba4	0		0		0		0		4		1.0	0.45
Fungivores (%)	<b>5.9</b>	<b>a</b>	<b>0.8</b>	<b>b</b>	<b>1.9</b>	<b>b</b>	<b>0.7</b>	<b>b</b>	<b>1.2</b>	<b>b</b>	<b>32.3</b>	<b>&lt;0.0001</b>
Fungivores (ind./100g dry soil)	312		34		42		24		30		2.7	0.10
Fu2	<b>276</b>	<b>a</b>	<b>21</b>	<b>ab</b>	<b>24</b>	<b>ab</b>	<b>4</b>	<b>b</b>	<b>3</b>	<b>b</b>	<b>6.9</b>	<b>&lt;0.01</b>
Fu4	36		13		18		19		27		0.6	0.65
Omnivores (%)	0.1		0.5		0.0		0.1		0.1		2.3	0.13
Omnivores (ind./100g dry soil)	8		32		0		4		3		2.7	0.09
Omn4	8		32		0		4		3		2.7	0.09
Carnivores (%)	<b>0.4</b>	<b>ab</b>	<b>0.5</b>	<b>ab</b>	<b>0.8</b>	<b>a</b>	<b>0.0</b>	<b>b</b>	<b>0.1</b>	<b>b</b>	<b>5.2</b>	<b>&lt;0.05</b>
Carnivores (ind./100g dry soil)	<b>19</b>	<b>a</b>	<b>32</b>	<b>a</b>	<b>18</b>	<b>a</b>	<b>0</b>	<b>b</b>	<b>3</b>	<b>b</b>	<b>12.7</b>	<b>&lt;0.001</b>
Ca3	5		0		0		0		0		1.0	0.45
Ca4	<b>14</b>	<b>ab</b>	<b>32</b>	<b>a</b>	<b>18</b>	<b>a</b>	<b>0</b>	<b>b</b>	<b>3</b>	<b>b</b>	<b>5.0</b>	<b>&lt;0.05</b>
Ca5	-		-		-		-		-		-	-
Plant parasites (%)	<b>41.1</b>	<b>c</b>	<b>42.2</b>	<b>c</b>	<b>60.8</b>	<b>b</b>	<b>39.2</b>	<b>c</b>	<b>87.0</b>	<b>a</b>	<b>70.4</b>	<b>&lt;0.0001</b>
Plant parasites (ind./100g dry soil)	<b>2181</b>	<b>ab</b>	<b>2235</b>	<b>ab</b>	<b>1416</b>	<b>b</b>	<b>1595</b>	<b>ab</b>	<b>2263</b>	<b>a</b>	<b>4.6</b>	<b>&lt;0.05</b>
<i>Meloidogyne</i> spp.	0		29		6		7		4		0.9	0.51
<i>Rotylenchulus reniformis</i>	<b>2139</b>	<b>ab</b>	<b>2157</b>	<b>ab</b>	<b>1386</b>	<b>b</b>	<b>1540</b>	<b>ab</b>	<b>2254</b>	<b>a</b>	<b>5.6</b>	<b>&lt;0.05</b>
<i>Pratylenchus coffeae</i>	27		38		0		15		6		1.9	0.19
<i>Hoplolaimus seinhorsti</i>	5		11		20		7		0		0.7	0.62
<i>Helicotylenchus multicinctus</i>	-		-		-		-		-		-	-
Others	<b>11</b>	<b>ab</b>	<b>0</b>	<b>b</b>	<b>5</b>	<b>ab</b>	<b>24</b>	<b>a</b>	<b>0</b>	<b>b</b>	<b>4.6</b>	<b>&lt;0.05</b>

**Table 4 Nematode densities in soil (individuals/100g dry soil) for nematode trophic groups, nematode functional guilds, and banana parasitic nematode species, and proportion of trophic group (%) at stage P. Each functional guild grouped a trophic group (Ba=bacterivore; Fu=fungivore; Omn=omnivore; Ca=carnivore) and a c-p value (from 1 to 5), according to treatments (SCB=sugarcane bagasse, SCS=sugarcane refinery sludge, PLR=plant residues, SES=sewage sludge, and CTL=control). Means (n=3) followed by the same letter in a row are not significantly different**

Soil densities of nematode are presented on Table 5, according to functional guilds, trophic groups and plant-parasitic species, and the soil proportions of nematode trophic groups at stage F. The bacterivore densities remained significantly higher for SCS and SES treatments than for the control at this date, and especially for the B1 guild. The proportion of bacterivores remained higher for SCB and SES treatment than for the control. At stage F, only treatment PLR exhibited significantly higher Fu2 density than the control. The proportion of carnivores became at stage F

significantly higher in SCB than for any other treatment. Treatment SCS exhibited the highest plant-parasitic populations (especially *R. reniformis*) whereas the lowest was for treatment SCB.

	Stage F: 10 weeks after banana plantation											
	SCB		SCS		PLR		SES		CTL		F-values	P
Nematodes (ind./100g dry soil)	917	c	6438	a	2641	bc	4646	ab	3310	bc	14.8	<0.001
Bacterivores (%)	14.5	a	7.2	bc	7.1	bc	10.2	ab	3.9	c	10.5	<0.01
Bacterivores (ind./100g dry soil)	127	b	457	a	178	ab	442	a	134	b	8.5	<0.01
Ba1	71	bc	342	ab	68	c	396	a	51	c	9.8	<0.01
Ba2	36		87		78		30		54		1.4	0.31
Ba3	20		12		21		0		16		1.8	0.21
Ba4	0		17		10		16		12		1.3	0.33
Fungivores (%)	2.38		0.74		1.27		0.72		0.70		2.5	0.11
Fungivores (ind./100g dry soil)	23		45		33		23		25		1.6	0.24
Fu2	23	ab	23	ab	29	a	23	ab	0	b	4.4	<0.05
Fu4	0		23		4		0		25		3.0	0.07
Omnivores (%)	0		0.2		0.4		0.1		0.7		1.3	0.34
Omnivores (ind./100g dry soil)	0		12		12		4		29		1.0	0.44
Omn4	0		12		12		4		29		1.0	0.44
Carnivores (%)	6.53	a	0.46	b	0.90	b	0.06	b	0.22	b	11.3	<0.01
Carnivores (ind./100g dry soil)	54		30		25		4		8		1.4	0.30
Ca3	0		0		3		0		0		1.0	0.45
Ca4	54		24		10		4		8		1.8	0.21
Ca5	0		6		12		0		0		0.8	0.58
Plant parasites (%)	76.6	b	91.4	a	90.3	a	88.9	a	94.5	a	16.1	<0.001
Plant parasites (ind./100g dry soil)	713	c	5892	a	2394	b	4173	ab	3115	ab	20.2	<0.0001
Meloidogyne spp.	0		6		0		20		0		2.2	0.14
Rotylenchulus reniformis	702	c	5851	a	2361	b	4141	ab	3083	ab	20.0	<0.0001
Pratylenchus coffeae	7		18		20		6		28		1.7	0.23
Hoplolaimus seinhorsti	-		-		-		-		-		-	-
Helicotylenchus multicinctus	-		-		-		-		-		-	-
Others	4		17		13		6		4		2.3	0.15

**Table 5 Nematode densities in soil (ind./100g dry soil) for nematode trophic groups, nematode functional guilds, and banana parasitic nematode species, and proportion of trophic group (%) at stage F. Each functional guild grouped a trophic group (Ba=bacterivore; Fu=fungivore; Omn=omnivore; Ca=carnivore) and a c-p value (from 1 to 5), according to treatments (SCB=sugarcane bagasse, SCS=sugarcane refinery sludge, PLR=plant residues, SES=sewage sludge, and CTL=control). Means (n=3) followed by the same letter in a row are not significantly different**

As shown in Table 6, the soil densities of trophic groups varied between the stages P and F for a done treatment. At stage F, the bacterivore densities decreased for all treatments, except for the control. The density of fungivores decreased for treatment SCB from stage P to stage F. Between stages P and F, the densities of carnivores for treatment SCB increased markedly. For

SCB, densities of plant-parasitic nematodes in soil were lower at stage F than at stage P, whereas for the other amended treatments, their densities in soil increased.

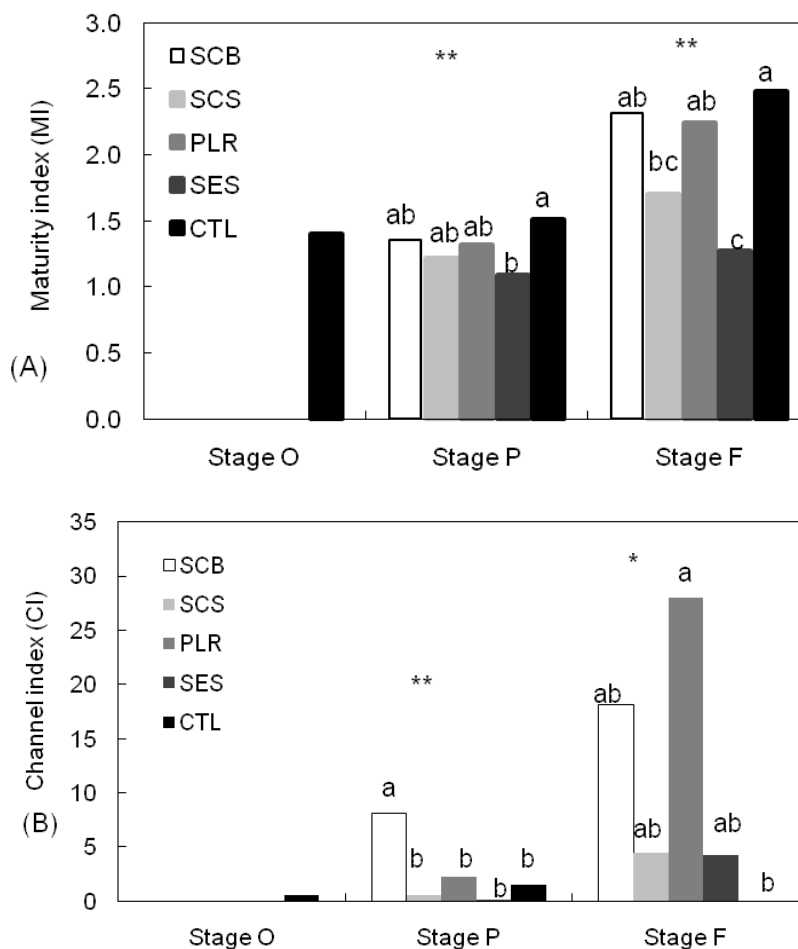
	SCB	SCS	PLR	SES	CTL
Bacterivores	<b>&lt;0.0001</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>&lt;0.01</b>	<b>&lt;0.01</b>	0.14
Fungivores	<b>&lt;0.01</b>	0.50	0.38	0.63	0.75
Omnivores	-	0.31	-	0.97	0.29
Carnivores	<b>0.02</b>	0.64	0.71	-	0.44
Plant-parasites	<b>0.01</b>	<b>&lt;0.01</b>	<b>0.01</b>	<b>0.02</b>	0.21
Maturity Index (MI)	<b>&lt;0.01</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.03</b>	0.25	<b>&lt;0.01</b>
Channel Index (CI)	0.16	<b>0.03</b>	0.08	0.39	- <sup>a</sup>

**Table 6 P values of Student's *t*-tests between nematode densities in soil, Maturity index and Channel Index at banana planting moment (stage P) and ten weeks after banana planting (stage F) according to treatments (SCB=sugarcane bagasse, SCS=sugarcane refinery sludge, PLR=plant residues, SES=sewage sludge, and CTL=control) and the abundance of nematodes of the different trophic groups. <sup>a</sup> Impossible statistics because of constant values of CI at Stage F.**

#### **1.2.4.4. Nematofauna indices**

The Maturity Index (MI) and the Channel Index (CI) are presented in Fig. 2. At stage P, MI was only significantly lower for treatment SES than for the control. At stage F, MI was significantly lower for SES than for treatments SCB, PLR and the control. At stage P, CI was significantly higher for SCB than for the control. At stage F, CI was significantly higher for PLR treatment than for the control.

As shown in Table 6, MI values increased between Stage P and F for all treatments, except for SES in which this index stagnated. Between Stage P and F, CI did not significantly vary for SCB and SES while CI increased in treatment SCS and in PLR (p-value=0.08).



**Fig 2** Maturity index (A) and Channel index (B) according to treatments (SCB=sugarcane bagasse, SCS=sugarcane refinery sludge, PLR=plant residues, SES=sewage sludge, and CTL=control) for the stages O (before organic material inputs), P (stage at banana planting), and F (final stage). Means (n=3) at each stage followed by the same letter are not significantly different (\*,  $p<0.05$ ; \*\*,  $p<0.01$ ).

## 1.2.5. Discussion

### 1.2.5.1. Suppression of plant-parasitic nematodes in roots and characteristics of the organic amendments

Our results showed that the suppression of plant-parasitic nematode population by organic amendments varied with the nature of amendments. The amendments which had a suppression effect on nematode populations had medium to high C:N ratios (from 17 to 39) and contained many compounds that are difficult to decompose, namely hemicelluloses and cellulose from sugarcane bagasse (SCB), or lignins from SCB and plant residues (PLR) (Heal et al., 1997). In

contrast, sewage sludge (SES) which could not control the nematodes in banana roots, had a low C: N ratio (7) and contained easily to moderately degradable compounds. Using sewage sludge, Castagnone-Sereno and Kermarrec (1991) and Zasada et al. (2007) reported reduced population abundance of *Meloidogyne incognita* respectively on tomato and soybean, but Pattison et al. (2006), found as we did in this study, no suppression effect on plant-parasitic nematodes of bananas.

Unfortunately, to our knowledge, the biochemical characteristics of the amendments are generally poorly documented, which did not permit to really compare our results with other ones. In our study, the choice to supply similar amounts of dry matter within each treatment resulted in the addition of very different doses of organic C among treatments. This does not rule out a possible C dose effect. Nevertheless, the fact that the SES treatment did not lead to the control of plant-parasitic nematodes, while showing an organic C content comparable to other amendments, strongly suggests that organic C was not the only factor involved in the control. With regard to the amount of N provided, the rationale is inversed: the treatment SES supplied much more N than the other treatments. As a consequence, one might consider that this element could prevent suppression, given the impact of N-fertilization on nematode community assemblage (Liang et al., 2005), and its possible effect on increased nematode parasitism (Poussin et al., 2005).

The suppression observed in SCB, SCS and PLR treatments occurred in relatively short time interval (3 months) whereas many studies showed that nematode suppression appeared after many months, even years (Yeates et al., 1999). Further research should determine what modalities of amendment application are necessary so that this suppression is not only transitory.

#### ***1.2.5.2. Impacts of amendments on soil nematode community structure***

Our results showed that organic amendments affected soil nematode trophic groups and nematode community structure. Such changes did not come from significant inputs of nematodes brought into the soil with the amendments themselves, since nematofauna composition did not vary just after amendment supply (at stage A, data not shown). The supply of organic matter boosted the populations of microbivorous nematodes, particularly bacterivores, as was shown previously by many others authors (*e.g.* Ferris and Bongers, 2006). Considering the three amendments which provided suppression (SCB, SCS, and PLR) we observed an increase of the carnivorous nematodes populations. Similar findings were obtained by Okada and Harada (2007) with a supply of composted rice straw on a soybean crop grown in tropical conditions. With the

SCB treatment, the populations of carnivorous nematodes went on increasing more than with PLR and SCS treatments during the experiment, thus leading to an increase of representativeness of this trophic group in the soil nematofauna, which highly suggests a contribution of predation to nematode control. These overall changes in nematode community structure led to changes in values of the different calculated indices.

#### *Changes with time of the Maturity Index (MI)*

In our study, the increase of populations of microbivorous opportunistic nematodes (c-p1) at stage P in treatment SES was evidenced by lower MI compared to the control, which is supported by other studies on various organic material inputs (Ferris et al., 1996; Bongers et al., 1997; Villenave et al., 2002). In contrast, the MI of SCB, SCS and PLR treatments did not differ from that of the control at stage P. This is probably because the growth of K-strategist predator population was counterbalanced by the increase of microbivorous r-strategists population. Between stages P and F, the decrease of the amounts of available nutrients in soil could have decreased the microbial activity, and as a consequence, reduced the abundance of microbivorous r-strategist nematodes. This assumption is supported by the increased MI at stage F, except for SES. These results are in concordance with the literature (secondary succession of nematode communities as depicted by Bongers and Ferris (1999)). In the case of SES, nematode food web seemed to present an important base mainly composed by bacterivorous opportunistic nematodes. Indeed, these populations remained predominant whereas nematodes more persistent were not enhanced, which might explain this lower MI.

#### *Changes in Channel Index (CI)*

In our experiment, the organic materials can be separated into two groups regarding their decomposition pathways: the easily degradable organic ones (SES and SCS), which mainly promoted the development of bacterivore nematodes, indicating a soil food web ruled by bacterial decomposers, and the degradation-resistant organic ones (SCB and PLR), which favor a decomposition activity by soil fungi, resulting in a decrease of bacterivorous nematodes while populations of fungivorous nematodes stagnated and carnivorous nematodes increased (in SCB), as suggested by Ferris and Matute (2003) from the point of view of amendment C:N ratios. This increase in fungivores is high enough to raise the CI for SCB, whereas the increase of CI for PLR seemed to be mainly due to the decrease of bacterivores at the end of the experiment. Although



the duration of our experiment was short (3 months), the decomposition velocity of organic materials in tropical climate is actually fast (Palm et al., 2001), which permit us to assess differences in decomposition pathways.

A decomposition pathway dominated by fungi and their consumers allows a greater amount of carbon to be maintained within the system than in a pathway ruled by bacteria (Bardgett and McAlister, 1999; Smith et al., 2003). Actually, when fungal chains with slow cycles prevail, respiration and metabolic ratios are slower. This results in a greater transfer of carbon resources from the lower trophic levels to the higher ones than in the case of fast cycling bacterial degradation, in which carbon is intensely respired by the soil microflora.

### ***1.2.5.3. Mechanisms of plant-parasitic nematode suppression***

#### *Assumption of a control induced by predation*

For SCB, the increased proportion of carnivorous nematodes observed at stage F certainly raised the predation pressure, as suggested in other studies (Sánchez-Moreno and Ferris, 2007, Khan and Kim, 2005). Actually, the proportion of carnivorous nematodes, more than their abundance, determines the intensity of predation and top-down control phenomena. The rare studies on carnivorous nematode feeding behavior suggest that control by carnivorous nematodes is likely to occur. For instance, feeding time (*i.e.* the time for one carnivorous nematode to ingest a nematode prey) calculated for carnivorous nematodes varies from 1 to 30 minutes for the diplogasterid *Odontopharynx longicaudata* (Chitambar and Noffsinger, 1989), from 22 to 68 minutes for the dorylaimids *Allodorylaimus americanus* and *Discolaimus silvicolus* (Khan et al., 1995), and reach 100 minutes for the dorylaimid *Mesodorylaimus bastiani* (Bilgrami, 1995). According to these data, a daily predation rate (*i.e.*, number of prey eaten per predator per day) can be broadly estimated to be from about ten to a hundred fed nematodes per predator per day, depending on feeding preferences for a preyed species or a trophic group (Bilgrami, 2008). But knowledge is scarce on predatory by-nematodes themselves in soils and predation rates. Predation rates also depend on numerous other parameters, which can be specific to each predator-prey system (Jeschke et al., 2002), such as handling and digestion times, or more general, such as prey density. Further studies should assess and model predation of carnivorous nematodes in soil.

However, considering the low densities of carnivore populations in our pots, a control by carnivorous nematodes seems not to be the sole mechanism involved. In fact, in organic farming

systems, many authors also reported the impact of predatory fungi or parasitic fungi, such as *Paecilomyces lilacinus* and *Verticillium chlamydosporium*, or that of bacterial parasites of the genus *Pasteuria* (see the reviews by Dong and Zhang (2006) and by Oka (2010)), whose dynamics were not monitored in our trial. For example, Stirling et al. (2005) found that amendments of sugarcane trash led to suppression of *Pratylenchus zaeae* and *Tylenchorhynchus annulatus* in a sugarcane crop and these authors suggested that an unidentified nematophagous fungus could participate to the observed control, in particular with amendment with a high C: N ratio. In our experiment, since the fungivore populations and CI increased in SCB and CI increased in PLR, we cannot exclude the assumption that the development of fungi could have suppressed some of the plant-parasitic nematodes.

The decrease in soil plant-parasitic nematodes was significant only for *Rotylenchulus reniformis* species. Since it is a sedentary semi-endoparasite, this species spends time in the soil; in fact, the males are not infectious and are exclusively telluric. Consequently, they are more likely to be in contact with predators than the other plant-parasitic species. *Pratylenchus coffeae* is a migratory endoparasite and could also be sensitive to predation, even if this species can hide inside the roots. In fact, many *in-vitro* experiments have shown that prey sensitivity depends on the species and trophic group considered (Small and Grootaert, 1983; Chitambar and Noffsinger, 1989; Bilgrami, 1993, 1995); endoparasitic nematodes being the most sensitive to predatory from other nematodes.

#### *Assumption of an intra-guild competition*

Within plant-parasitic nematode guilds, the structure of the parasitic complex in roots was slightly modified by organic inputs. In all cases except SCS, *Pratylenchus coffeae* dominated the complex. It could have been hypothesized that the changes in proportions between *R. reniformis* and *P. coffeae* observed with SCS treatment were due to interspecific competition, but this hypothesis can be ruled out because, with the non-amended control treatment, an equivalent abundance of *R. reniformis* did not decrease the population of *P. coffeae* (while it did with treatment SCS). Thus, in our experiment, suppression of plant-parasitic nematodes did not come from intra-guild competition, as suggested by other authors for numerous crops (Villenave and Cadet, 1998; Brinkman et al., 2004) and banana (Quénéhervé, 1989; 1990; Mateille et al., 1993).

*Assumption of a suppression induced by chemicals factors*

In the present study, we found no suppression of plant-parasitic nematodes with sewage sludge treatment, which exhibited the highest ammoniacal N content both at the moment of the incorporation and at the end of the experiment. Sewage sludge showed potential to suppress plant-parasitic nematodes in other studies (*e.g.* Zasada et al., 2007), mainly because it releases large amounts of ammonia, a known nematotoxic agent (Rodriguez-Kabana et al., 1987; Castagnone-Sereno and Kermarrec, 1991; Oka et al., 2007). Nitrogenous compounds, mainly ammonia, are provided by organic materials with a low C: N ratio. Rodriguez-Kabana et al. (1987) found a negative linear relationship between the N content of organic amendments and the level of infestation by root-knot nematodes. The discrepancy between our results and the others studies may be explained by the conditions in our microcosms, which were not suitable for the transformation of ammonium into ammonia (soil pH 5.45). The balance between  $\text{NH}_4^+$  and  $\text{NH}_3$  depends on soil pH, according to the Henderson-Hasselbach chemical equation (du Plessis and Kroontje, 1964). For our sewage sludge treatment, the soil ammonia concentration would be about  $0.001 \text{ mg.kg}^{-1}$  at the end of the experiment (the maximal  $\text{NH}_4^+$  content measured was  $21.1 \text{ mg.kg}^{-1}$ ). When evidenced, the nematicidal effects of ammonia were effective for much higher concentrations, between 100 and  $250 \text{ mg.kg}^{-1}$  (Oka et al., 2007). In our experiment the amounts of ammonia released might have been minute, thus not allowing control of plant-parasitic nematodes.

**1.2.6. Conclusion**

In our experiment, the results suggest that different mechanisms may underlie the responses to the three amendments that led to banana parasitic nematode control. After application of sugarcane bagasse, we suggest biologically-based control of plant-parasitic nematodes. Predation was probably more involved therein than competition, and factors external to the plant-parasitic guild may have induce this suppression process. But the suppression observed with this treatment cannot exclusively be caused by the predation exerted by the soil microfauna. Indeed, many others organisms are able to induce plant-parasitic nematode suppression in organic systems, such as predator or parasitic fungi. Conversely, for the treatment that received sugarcane refinery sludge, plant-parasitic nematodes do not seem to be biologically regulated because the predator populations were too low; also, the hypothesis of an intra-guild competition between the two

dominant plant-parasitic nematode species was dismissed. The mechanisms of *P. coffeae* suppression with this treatment remain unexplained. Abiotic control processes other than ammonia release, or *in-planta* control processes are highly probable and may explain why *P. coffeae* and not *Meloidogyne* spp. or *R. reniformis* were regulated. The treatment that received plant residues also exhibits nematode suppression in which predation-induced control seems to occur, but other suppression mechanisms are highly likely to interact. Further work, including monitoring of predacious fungi, is required to confirm these indications. Last, with the sewage sludge treatment, we found no effective suppression of plant-parasitic nematodes.

### **Acknowledgments**

This work was partly granted by a CIFRE convention. The authors gratefully acknowledge P. Villemin (SITA Verde S.A.S., Baie-Mahault, Guadeloupe) for his support.

### **Références à la fin du mémoire**

## Appendix

Trophic groups	Taxa	c-p values
Plant-feeders		
	<i>Helicotylenchus multicinctus</i>	3
	<i>Hoplolaimus seinhorsti</i>	3
	<i>Meloidogyne</i> spp.	3
	<i>Pratylenchus coffeae</i>	3
	<i>Rotylenchulus reniformis</i>	3
	Tylenchidae	2
Fungivores		
	<i>Ditylenchus</i> spp.	2
	Aphelenchidae	2
	Aphelenchoididae	2
	Tylencholaimidea	4
Bacterivores		
	Achromodoridae	3
	Alaimidae	4
	Cephalobidae	2
	Diplogasteridae	1
	Diploscapteridae	1
	Monhysteridae	1
	Neodiplogasteridae	1
	Onchulidae	3
	Panagrolaimidae	1
	Plectidae	2
	Prismatolaimidae	3
	Rhabditidae	1
	Teratocephalidae	3
Omnivores		
	Dorylaimidae	4
	Qudsianematidae	4
Predators		
	Anatonchidae	4
	Aporcelaimidae	5
	Mononchidae	4
	Tripylidae	3

**Appendix Taxa identified in microcosm soil and their allocation into their functional group (i.e. a trophic group and a c-p value).**

## Chapitre 2:

Effects of composts on banana  
growth, plant-parasitic nematode  
populations, and soil nematode food  
web

## **Chapitre 2: Effects of composts on banana growth, plant-parasitic nematode populations, and soil nematode food web**

Après avoir testé dans le chapitre 1 les matières brutes utilisées par SITA-Verde dans l'élaboration de leurs composts, nous avons testé dans cette expérience trois composts produits par SITA –Verde : Biogwa<sup>®</sup> (désigné comme le compost C1 dans le texte), Ecogwa B<sup>®</sup> (C2) et Ecogwa D<sup>®</sup> (C3) ; ainsi qu'un compost produit par PHALIPPOU FRAYSSINET : Vegethumus<sup>®</sup> (C4).

Ce chapitre correspond à un article soumis en février 2011 à *Pedobiologia* sous la référence : Tabarant, P., Villenave, C., Risède, J-M., Roger-Estrade, J., Thuriès, L., Dorel, M. (2011) Effects of composts on banana growth, plant-parasitic nematode populations, and soil nematode food web.

### **2.1. Abstract**

We compared four composts (C1, C2, C3 and C4) against a control without organic amendment to assess the regulation of banana parasitic nematode and changes in soil nematode food web. Compost C1 was made of sugarcane bagasse and sugarcane factory sludge, C2 mixed plant residues and sewage sludge, C3 comprised only composted plant residues, and C4 was made a blend of sheepfold manure, vegetable oilcake-coffee, wool flock and magnesium. We conducted a 3L-pot experiment in greenhouse in which we planted young banana plants into banana field soil. Ten weeks after banana planting, we measured abundances of plant-parasitic nematodes in whole root system, nematode densities in the roots and banana growth. We also analyzed changes in soil nematode communities. Results showed that the four composts led to nematode suppression and that suppression was species-dependent. Differences in plant growth were explained by differences in available N quantities between treatments. We found that to assess nematode regulation, one should

consider abundances of plant-parasitic nematode in whole root system and size of root system when size of plant-parasitic nematode populations is related to root system size. Supply of composts C3 and C4 enhanced the number of microbivorous nematodes, but only C4 boosted fungal decomposition pathway. C1 and C2 did not change the structure of nematode food web. Some mechanisms of nematode suppression are discussed.

## 2.2. Introduction

Nematodes are major banana crops pests, especially in industrial plantations, where monocropping is dominant. Chemical nematicides, (mainly organophosphates and carbamates), are still the main means against plant-parasitic nematodes. However, several effective nematicides are gradually being suppressed because of their impact on global climate and the ecological dysfunction they have triggered (Gan et al., 2000). Alternative, safe and sustainable methods must be developed to control plant-parasitic nematodes in banana cropping.

In Guadeloupe (French West Indies), banana roots are parasited by six main species: *Radopholus similis* (Cobb, 1893) Thorne 1949; *Pratylenchus coffeae* (Goodey, 1951) Sher and Allen, 1953; *Helicotylenchus multicinctus* (Cobb, 1893) Golden, 1956; *Hoplolaimus seinhorsti* Luc, 1958; *Meloidogyne* spp. (Göldi, 1892) and *Rotylenchulus reniformis* Linford and Oliviera, 1940. Banana root damages result in increased uprooting and in lower uptake of water and nutrients, which reduces average bunch and lengthens the vegetative cycle (Quénéhervé, 1991).

Today, new banana crops are planted with nematode-free micro-propagated seedlings after destruction of the former plantation with a glyphosate injection in the plant. The field is then fallowed during almost one year. This cultivation method is very efficient in reducing populations of *R. similis* during the first two cycles (Chabrier and Quénéhervé, 2003), but populations of the other species often remain high and recontamination still occurs.

Organic materials have been proposed to control plant-parasitic organisms for numerous crops (Chitwood, 2002; Oka, 2010). Several organic materials have been tested such as chitin (Rodriguez-Kabana et al., 1987), composts (McSorley and Gallaher, 1996) or green manures (Abawi and Widmer, 2000), but their efficacy varies widely (Akhtar and Malik, 2000). Organic amendments are also known to enhance nutrient status, physical conditions, soil



structure, soil biological activity and generally to contribute to soil health (Doran and Zeiss, 2000)

In banana crops, few studies have evaluated the suppression of parasitic nematodes by organic amendments and here also, results are inconsistent. Pattison et al. (2006) found that some organic amendments could reduce the root densities of *R. similis* or the soil densities of *Meloidogyne* spp. in bioassays. On the other hand, McIntyre et al. (2000) did not report such control in field experiments, but they highlighted that organic inputs improved crop yield due to greater soil fertility.

The mechanisms generally invoked to explain the effect of organic material supply on plant parasitic nematodes are complex. First, organic matter supply induces a more abundant and diverse soil biota, especially microflora, predacious nematodes or mites (Dong and Zhang, 2006; Oka, 2010), thereby increasing soil food web complexity which induces more predation of plant-parasitic nematodes. However, an experimental evidence of such a mechanism is scarce. Another explanation is the release of chemical compounds (especially ammonia) during organic matter mineralization (Rodriguez-Kabana et al., 1987; Chitwood, 2002). Two opposing effects of organic materials supply on the plant can be also stated: (i) organic material inputs could lead to larger populations of plant parasitic nematodes, because better plant nutrition enhances plant growth, and as a result, enhances root biomass as resources for plant-parasitic nematodes (Yeates, 1987); (ii) organic material inputs could lead to a decrease of populations of plant-parasitic nematodes, because organic materials could enhance plant tolerance, or induce plant resistance (Oka, 2010).

The purpose of this research was to assess the effects of the four composted organic materials on banana parasitic nematodes and soil nematode communities from a banana field in Guadeloupe, assuming that (i) organic material supply modifies plant growth and nutrition which can intervene in development of plant-parasitic nematode populations, and (ii) organic material supply increases biological regulation within soil food web. This study was based on a microcosm experiment, including nematofauna analyses, which proved powerful indicators of structure and function of soil food webs because of the responses of nematodes to soil perturbation (Bongers and Ferris, 1999; Neher, 2001) and their sensitivity to agricultural practices (Porazinska et al., 1999; Villenave et al., 2010). Three of four composts were made in the island from organic wastes locally produced, which permits to better use available local resources and reduce energetic consumption and external dependencies for banana cropping.

## 2.3. Materials and methods

### 2.3.1. Trial location, experimental design and pot management

Soil was collected in the 0–20 cm layer of a banana field of Guadeloupe (16°N, 61°W) in July 2008. This soil is classified as Haplic Nitisol (IUSS Working Group WRB, 2006), comprising 80% clay, 14% silt, 6% sand; pH (H<sub>2</sub>O) 5.45; 1.80% organic C, 0.16% total N and 3.10% organic matter. The experiment served to compare the effect of four industrial organic composts produced locally in Guadeloupe and a control without amendment (CTL). Compost C1 was made of sugarcane bagasse and sugarcane factory sludge, C2 mixed plant residues and sewage sludge, C3 comprised only composted plant residues, and C4 was a blend of sheepfold manure, vegetable oilcake-coffee, wool flock and magnesium. C1, C2 and C3 were made locally.

After being sieved at 13mm, the four composts were carefully mixed with the soil in 3L-pots (about 3kg of dry soil per microcosm). The quantity of fresh compost added was calculated so that in each pot, 60g dry matter was mixed with the soil (*i.e.* 24 tons dry matter/ha, assuming a soil depth of 10cm and a bulk density of 0.8kg dm<sup>-3</sup>; *i.e.* 13kg dry matter/banana plant, assuming 1800 banana plants/ha). The control without organic amendment was only soil, without any input. Each treatment was replicated in 12 pots, randomly located in the greenhouse. After a 3-week period in the greenhouse, a banana plant from tissue culture (*Musa acuminata*, subgroup Cavendish, cv. Grande-Naine) was planted in each pot. Banana plants were grown for 10 weeks. During the experiment, three times a week, each pot was weighed and tape water was supplied to maintain field capacity in order to avoid water stress and soil anoxia. Every 3 weeks, the pot reference weight was corrected by measuring the fresh biomass of one plant per treatment.

### 2.3.2. Chemical and biochemical characterization of the amendments

The characteristics of the four organic amendments were determined after air-drying at 25°C for 1 week; samples were ground to 1-mm particle size before analysis. Total N and organic C contents were determined by dry combustion (AFNOR, 2000). The biochemical characteristics of the four amendments were determined by stepwise digestion of fibbers according to Van Soest et al. (1991): the neutral detergent soluble, hemicelluloses-like, cellulose-like, and lignin-like fractions were measured (AFNOR, 2009). At each extraction stage, the products were filtered, dried to 40°C and weighed. The soluble organic fraction included both the organic matter extractable in boiling water (100 C) and hot neutral detergent of the Van Soest extraction.

### 2.3.3. Soil sampling

For each treatment, nine pots were used to assess abundances of nematodes in the soil and banana roots, and microbial biomass and plant growth. Three other replications were used to assess microcosm N budget. Soil sampling in microcosms was performed at four dates: (1) before amendment supply (Stage 0); (2) three days after organic amendments were added and mixed with the soil (Stage A); (3) after a three-week period, when banana were planted (Stage P); and (4) 10 weeks after banana planting, at the end of the experiment (Stage F). Plant sampling was performed at stage F only.

### 2.3.4. Plant growth and available mineral N in the pots

At stage F, for the five treatments, shoot dry matter was determined after oven drying at 60°C for 4 days, on the 12 banana plants. Root dry matter, also measured after oven drying at 60°C, was determined on 3 banana plants randomly chosen, from which N plant content (shoot plus root parts) was determined. Root fresh matter was measured on the 9 other banana plants. Their root systems were kept at -20°C before plant-parasitic nematodes counting.

At stages A and F, soil mineral N content was measured for each treatment from 50ml-samples taken from three pots randomly chosen. Soil mineral N (N-NH<sub>4</sub> and N-NO<sub>3</sub>) was measured by colorimetry after N extraction with a KCl 1 M solution (AFNOR, 2007). At stages P and F, banana dry matter and plant N content (shoot plus root parts) were determined after oven drying at 60°C for 4 days on the banana plants from the three pots used for previous soil N analysis. We considered that the microcosm watering method prevented water excess thus avoiding N losses by leaching or denitrification. Available N for a plant (N<sub>available</sub>) was determined according the following equation:

$$N_{\text{available}} = N_{\text{plant uptake}} + N_{\text{min}}^{\text{F}}, \quad (1)$$

where  $N_{\text{plant uptake}}$  is the difference between plant N content at stage F and plant N content at stage P,

$N_{\text{min}}^{\text{F}}$  is the mineral N (N-NH<sub>4</sub> and N-NO<sub>3</sub>) measured at stage F in the whole pot.

### 2.3.5. Soil microbial biomass

At stages A, P, and F, soil microbial biomass was measured for each treatment and the control from three soil samples taken from three pots randomly chosen. Soil microbial biomass was measured according to the fumigation-extraction method (Amato and Ladd, 1988).

### ***2.3.6. Nematode extraction and identification in the roots***

At the end of the experiment (stage F), plant-parasitic nematodes were extracted from the whole root system of nine banana plants per treatment using a centrifugal-flotation technique (Coolen and D'Herde, 1972). Plant-parasitic nematodes were counted in 1ml aliquots out of a 100-ml volume, and identified to species level when possible (otherwise, identification was done at the genus level). The taxa were expressed as the number of individuals per whole fresh root system (abundance), as the number of individuals per 100g fresh root (density), and as the ratio of the total number of individuals within each species over the total number of individuals (proportion for each species). We used abundances of plant-parasitic nematodes to assess nematode suppression, whereas nematode densities represented the extent of parasitism within root tissues.

### ***2.3.7. Nematode extraction and identification in soil***

Nematodes were extracted by elutriation from 300 cm<sup>3</sup> soil samples (Seinhorst, 1962) and counted under binoculars at stages O, A, P, and F. For each treatment three composite-soil samples, obtained by mixing the soil of three microcosms were analyzed. The composition of the soil nematofauna was determined after fixation in a 6%-formol-solution and transfer to mass slides. In each sample, about 250 individual nematodes were identified at the family or genus level for free-living nematodes, or at the genus or species level for plant-parasitic nematodes at 400-1000X magnification. Every free-living nematode taxon was then allocated to one of five main trophic groups according to Yeates et al. (1993) and assigned to one of the five colonizer-persister (c-p) class between 1 (the most colonizing) and 5 (the most persistent), as they were defined in Bongers (1990). Each free-living nematode taxon was further allocated into functional guild, crossing the trophic group with the c-p class, as proposed by Bongers and Bongers (1998). For example, bacterial feeders belonging to c-p class 1 were placed in functional guild Ba1. The soil nematofauna was expressed as the number of individuals per 100g dry soil (soil density) and/or as soil density for the trophic group / total soil density x 100 (proportion).

The Channel Index (CI) was calculated according to Ferris et al. (2001), as the proportional abundance of c-p2 fungivores to the abundance of enrichment opportunist nematodes and CI indicates the (bacterial/fungal) pathways through which decomposition occurs.

### **2.3.8. Statistical analysis**

We used the fourth-spread outlier test to identify suspect data. By this method (Hoaglin et al., 1983), an extreme outlier is defined as a value that is less than the difference between the 25th percentile and three times the inter-quartile range (IQR, equal to the difference between the third and first quartiles), or any result greater than the sum of the 75th percentile and  $3 \times$  IQR. We identified two outliers in data on plant-parasitic nematode abundances in root, both of them in treatment C1. They were excluded from statistical analyses.

Soil N and nematode data were  $\log(x+1)$ -transformed to normalize variances prior to analysis. ANOVA and Newman-Keuls' multiple comparison test (P value threshold: 0.05) were performed using XLSTAT (Fahmy and Aubry, 2008). Banana parasitic nematode abundances were submitted to analyses of covariance (ANCOVA) in which organic amendment treatment was the qualitative factor and fresh root biomass was the quantitative co-factor also performed with XLSTAT (Fahmy and Aubry, 2008). When P-value of the interaction done by ANCOVA was below 0.10, we kept the model (with or without interaction) presenting the better adjustment.

## **2.4. Results**

### **2.4.1. Chemical and biochemical characteristics of amendments**

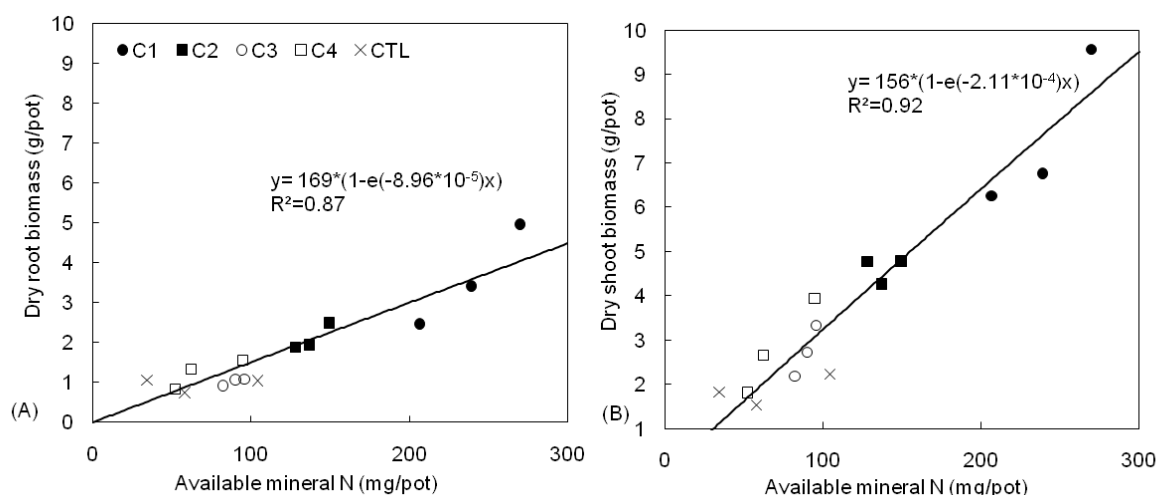
As shown in Table 1, contents of different chemical and biochemical compounds added into the microcosm soil varied for the four composts. The treatment with compost C4 exhibited the highest content of organic C, followed by the treatment C3. The C/N ratio varied between 13 (for C1) and 19 (for C2). The highest inputs of soluble fraction, hemicelluloses and lignins, were for C4, whereas C1 was characterized by no input of hemicelluloses and the lowest inputs of cellulose and lignins. C2 composition was dominated by the soluble fraction and cellulose. C3 had equilibrated contents of organic compounds, except for hemicelluloses content, which were low. The latter treatment also exhibited the highest ammonium content.

	Water content (%)	Organic C (g/pot)	Total N (g/pot)	C:N	ND-S (g/pot)	Hem (g/pot)	Cel (g/pot)	Lig (g/pot)
C1	37	14.8	11.3	13	13.5	0.0	1.9	2.3
C2	43	19.5	10.4	19	11.5	0.3	8.6	4.1
C3	54	22.3	14.8	15	9.6	2.7	8.8	6.6
C4	20	39.0	22.8	17	22.0	5.1	8.2	11.3

**Table 1. Inputs, by compost application into microcosm soil, of: organic C, total N, soluble fraction (ND-S), hemicelluloses (Hem), cellulose (Cel); and lignins (Lig). C: N ratio and water content of compost are indicated. C1: compost of sugarcane bagasse and sugarcane factory sludge; C2: compost of plant residues and sewage sludge; C3: compost of plant residues; C4: compost of sheepfold manure, vegetable oilcake-coffee, wool flock and magnesium.**

#### 2.4.2. Changes in plant growth with treatments

Banana root and shoot parts grew the best in treatment C1, followed by treatment C2 (Fig. 1). In contrast, root and shoot biomasses in C3 and C4 were not different from those of the control (CTL). Banana growth was closely linked to available mineral N in pots, with a linear relationship, whose slope differed for shoots and roots ( $R^2=0.87$  for root biomass and  $R^2=0.92$  for shoot biomass).



**Figure 1. Relationship between (A) banana root biomass, (B) banana shoot biomass measured at stage F and soil available mineral N according to treatments (the composts C1, C2, C3 and C4, and the non-amended control CTL). C1: compost of sugarcane bagasse and sugarcane factory sludge; C2: compost of plant residues and sewage sludge; C3: compost of plant residues; C4: compost of sheepfold manure, vegetable oilcake-coffee, wool flock and magnesium.**

### 2.4.3. Plant growth and plant-parasitic nematodes in the roots

The plant-parasitic nematode abundances and densities in the roots are presented in Table 2. Compared to the control, abundance of plant-parasitic nematodes within whole root system was significantly lower in treatments C3 and C4. The most abundant species of plant-parasitic nematodes, whatever the treatment, were *Pratylenchus coffeae* and *Rotylenchulus reniformis*. Compared to the control, the abundances of *P. coffeae* were significantly lower in treatments C3 and C4. The abundances of *R. reniformis* were the lowest in C4 compared to the other compost treatments and to the control. Conversely, this nematode was more abundant in C1. Abundance of *Meloidogyne* spp. within the whole root system was higher in C2 than C4.

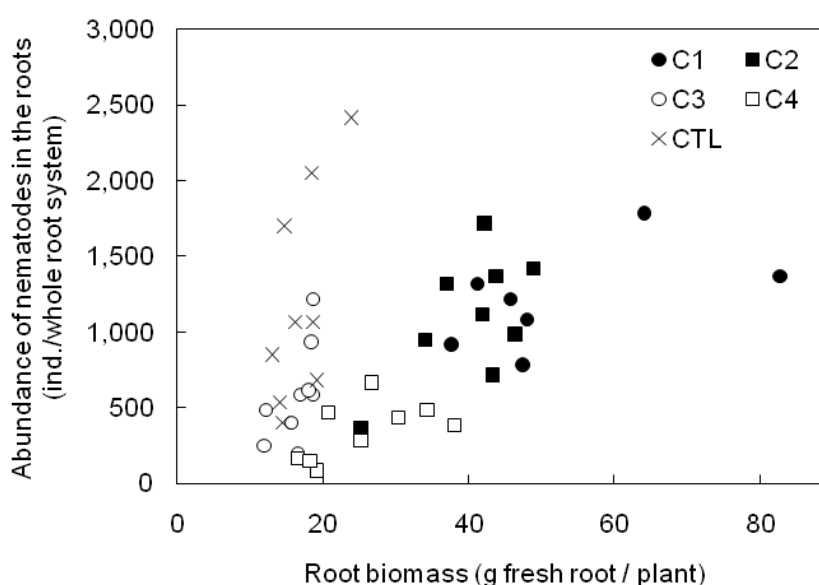
Compared to the control, densities of plant parasitic nematodes in the roots were lower in all compost treatments, and lower in C4 than in the other compost treatments. This was mainly due to the lower *P. coffeae* density in the roots of the compost treatments, compared to the control. C1, C2 and C4 exhibited lower *R. reniformis* densities in the roots than did the control. *Meloidogyne* spp. densities in the roots were significantly higher in C3 than in C1 and C4.

	C1		C2		C3		C4		CTL		F	P
Nematode abundance in roots (ind. per whole root system)												
Total	1207	a	1105	a	585	b	346	b	1196	a	7.4	<0.001
<i>Meloidogyne</i> spp.	107	ab	200	a	139	ab	31	b	102	ab	2.5	0.06
<i>R. reniformis</i>	465	a	370	ab	185	cd	115	d	294	bc	7.3	<0.001
<i>P. coffeae</i>	535	ab	500	abc	211	bc	135	c	746	a	5.7	<0.001
<i>H. seinhorsti</i>	76		31		48		65		52		0.5	0.74
<i>H. multicinctus</i>	15		0		2		0		0		1.0	0.40
<i>R. similis</i>	9		4		0		0		2		1.6	0.20
Nematode density (ind.100g <sup>-1</sup> root)												
Total	2375	b	2704	b	3491	b	1331	c	6855	a	12.4	<0.0001
<i>Meloidogyne</i> spp.	296	b	483	ab	844	a	131	b	623	ab	2.7	0.05
<i>R. reniformis</i>	905	b	941	b	1120	ab	449	b	1652	a	6.1	<0.001
<i>P. coffeae</i>	1088	b	1193	b	1255	b	526	b	4254	a	9.9	<0.0001
<i>H. seinhorsti</i>	159		76		262		225		313		0.7	0.60
<i>H. multicinctus</i>	9		0		10		0		0		0.8	0.51
<i>R. similis</i>	18		11		0		0		13		0.5	0.51

**Table 2.** Abundance within whole root system and root density of plant-parasitic nematodes according to treatments at stage F (the composts C1, C2, C3 and C4, and the non-amended control CTL). C1: compost of sugarcane bagasse and sugarcane factory sludge; C2: compost of plant residues and sewage sludge; C3: compost of plant residues; C4: compost of sheepfold manure, vegetable oilcake-coffee, wool flock and magnesium. Means (n=9) followed by the same letter are not significantly different between treatments.

*P. coffeae* and *R. reniformis* were the dominant species in the 5 treatments. Their proportion in the whole plant-parasitic community did not change significantly, in spite of their changes in abundance (results not shown). However, the proportion of *Meloidogyne* spp. was significantly higher in C3 than in C1, C4 and the control. The proportion of *H. seinhorsti* was significantly higher in C4 than in the other four treatments.

The relationship between total abundance of plant-parasitic nematodes in the roots and root biomass is presented in Fig. 2. C1 and C2 exhibited higher root biomasses than the control, while the abundances of plant-parasitic nematodes were similar. Conversely C3 and C4 exhibited root biomasses equivalent with the control, but with lower abundances of plant-parasitic nematodes.



**Figure 2.** Relationship between abundance of plant-parasitic nematodes within whole root system and root biomass, according to treatments (the composts C1, C2, C3 and C4, and the non-amended control CTL). C1: compost of sugarcane bagasse and sugarcane factory sludge; C2: compost of plant residues and sewage sludge; C3: compost of plant residues; C4: compost of sheepfold manure, vegetable oilcake-coffee, wool flock and magnesium.

The overall effect of compost and root biomass on the abundance in roots of the six taxa of plant-parasitic nematodes was evaluated by an ANCOVA. The effects of the root biomass and of the interaction between the two factors were both significant (respectively  $F_{1,9}=16.8$ ,  $P<0.001$  and  $F_{4,9}= 3.1$ ,  $P=0.03$ ), but not the effect of the treatment ( $F_{4,9}= 1.2$ ,  $P=0.32$ ). To separately analyze the abundances of each plant-parasitic nematode taxon (6 taxa) for each compost treatment (4 tested composts) *versus* the control, we then built 24 models of ANCOVA with interaction and models without interaction if the interaction was not



significant (Table 3). None of the models for *R. similis*, *H. seinhorsti*, *H. multicinctus* and *Meloidogyne* spp. yielded an effect of the compost treatment or an interaction between the factors. C1 exhibited an effect of interaction at  $p=0.07$  on *P. coffeae*, and significant effects of treatment and of interaction on *R. reniformis*. C2 showed a significant effect of interaction on *R. reniformis* and a significant effect of treatment on *P. coffeae*. C3 exhibited a significant effect of treatment on *P. coffeae* and an effect of interaction on *R. reniformis* at  $p=0.08$ . C4 exhibited a significant effect of interaction on *R. reniformis* and an effect on *P. coffeae* at  $p=0.06$ . All values of significant parameters were lower in compost treatments than in the control, except the effects of treatment C1 on *R. reniformis*.

treatment	taxon	R <sup>2</sup> adj	Root biomass		Treatment			Root biomass * Treatment		
			F	P	F	P	Parameters <sup>b</sup>	F	P	Parameters <sup>b</sup>
C1*CTL	<i>P. coffeae</i>	0.21	<b>5.5</b>	<b>0.04</b>	1.3	0.28	-	<b>4.2</b>	<b>0.07</b>	C1<CTL
	<i>R. reniformis</i>	0.59	<b>6.2</b>	<b>&lt;0.01</b>	<b>6.5</b>	<b>0.03</b>	C1>CTL	<b>11.1</b>	<b>&lt;0.01</b>	C1<CTL
C2*CTL	<i>P. coffeae</i> <sup>a</sup>	0.19	<b>3.9</b>	<b>0.07</b>	<b>5.5</b>	<b>0.03</b>	C2<CTL	2.7	0.12	-
	<i>R. reniformis</i>	0.32	<b>9.1</b>	<b>0.01</b>	3.2	0.10	-	<b>6.7</b>	<b>0.02</b>	C2<CTL
C3*CTL	<i>P. coffeae</i> <sup>a</sup>	0.44	<b>5.3</b>	<b>0.04</b>	<b>8.4</b>	<b>0.01</b>	C3<CTL	1.2	0.29	-
	<i>R. reniformis</i>	0.60	<b>13.7</b>	<b>&lt;0.01</b>	2.3	0.16	-	<b>3.5</b>	<b>0.08</b>	C3<CTL
C4*CTL	<i>P. coffeae</i>	0.47	<b>4.9</b>	<b>0.05</b>	1.0	0.33	-	<b>4.2</b>	<b>0.06</b>	C4<CTL
	<i>R. reniformis</i>	0.51	<b>11.1</b>	<b>&lt;0.01</b>	3.2	0.10	-	<b>8.3</b>	<b>0.01</b>	C4<CTL

<sup>a</sup> Presented R<sup>2</sup> adj., F-values, P-values and Parameters came from model without interaction (except F- and P-values of the interaction).

<sup>b</sup> Differences between the values of parameters done by ANCOVA

**Table 3. Effects of the two factors (root biomass and treatment) and the interaction on *P. coffeae* and *R. reniformis*, determined with ANCOVA (type III SS) performed between each compost treatment (C1, C2, C3 or C4) and the control (CTL). C1: compost of sugarcane bagasse and sugarcane factory sludge; C2: compost of plant residues and sewage sludge; C3: compost of plant residues; C4: compost of sheepfold manure, vegetable oilcake-coffee, wool flock and magnesium.**

#### **2.4.4. Microbial biomass and nematode community structure in soil**

At the beginning of the experiment (stage A), microbial biomass was not significantly different between the treatments (Table 4). Conversely proportions of bacterivores and densities of bacterivores and Ba1 guild were significantly higher in C3 and C4 than in the other treatments. For the Ba2 guild, however, differences between treatments were significantly different at the 10% level, with higher proportion in C4. Proportion and density of the Fu2 guild were higher in C3 than in other treatments. Proportions of plant-parasitic nematodes were lower in C3 and C4. Only treatment C4, however, exhibited a lower density than the control and that concerned mainly *R. reniformis*.

At stage P, microbial biomass was slightly greater than at stage A and differences appeared between treatments as C4 exhibited the highest microbial biomass relative to C1 and the control (Table 5). Proportions and densities of bacterivores increased also and remained higher in C3 and C4 than in the other treatments. Regarding the fungivore guild, only C4 exhibited the greater proportion and abundance than the control (essentially represented by the Fu2 guild). C2 exhibited the highest proportion and density of carnivorous nematodes. Nematodes of this guild disappeared in treatment C4 and control. As at stage A, C3 and C4 exhibited the lowest proportions of plant-parasitic nematodes. Nevertheless, C3, C4 and the control exhibited the lowest densities of plant-parasitic nematodes, mainly due to decreased densities of *R. reniformis*.

At the end of the experiment (stage F), C4 again exhibited the highest microbial biomass and proportions and densities of bacterivores and fungivores, especially the Ba2, Ba1 and Fu2 guilds. Proportion and density of carnivores became higher in C4 than in control, but only the proportion was significantly higher. The C4 treatment again had the lowest proportion of plant-parasitic nematodes, but total densities were not significantly different between treatments

	C1	C2	C3	C4	CTL	F	P
Microbial biomass (mg C/ kg dry soil)	93.4	60.1	110.0	76.8	68.5	2.5	0.11
Bacterivores (%)	<b>2.8 b</b>	<b>2.6 b</b>	<b>18.8 b</b>	<b>17.5 a</b>	<b>2.1 b</b>	<b>154.1</b>	<b>&lt;0.0001</b>
Bacterivores (ind./100g dry soil)	<b>62 c</b>	<b>55 c</b>	<b>471 a</b>	<b>282 b</b>	<b>41 c</b>	<b>164.6</b>	<b>&lt;0.0001</b>
Ba1	<b>44 c</b>	<b>34 c</b>	<b>449 a</b>	<b>211 b</b>	<b>14 c</b>	<b>272.6</b>	<b>&lt;0.0001</b>
Ba2	<b>16</b>	<b>22</b>	<b>18</b>	<b>67</b>	<b>22</b>	<b>3.0</b>	<b>0.07</b>
Ba3	0	0	3	0	2	0.8	0.57
Ba4	3	0	0	4	2	0.6	0.70
Fungivores (%)	<b>2.8 b</b>	<b>2.3 b</b>	<b>7.5 a</b>	<b>1.6 b</b>	<b>2.8 b</b>	<b>22.9</b>	<b>&lt;0.0001</b>
Fungivores (ind./100g dry soil)	<b>63 b</b>	<b>49 b</b>	<b>189 a</b>	<b>24 b</b>	<b>59 b</b>	<b>26.3</b>	<b>&lt;0.0001</b>
Fu2	<b>16 b</b>	<b>19 b</b>	<b>167 a</b>	<b>0 b</b>	<b>10 b</b>	<b>40.5</b>	<b>&lt;0.0001</b>
Fu4	47	30	23	24	49	2.2	0.14
Omnivores (%)	0.0	0.2	0.2	0.3	0.1	0.5	0.75
Omnivores (ind./100g dry soil)	0	5	5	4	2	0.5	0.75
Omn4	0	5	5	4	2	0.5	0.75
Omn5	-	-	-	-	-	-	-
Carnivores (%)	0.4	0.6	0.5	0.1	0.3	0.7	0.61
Carnivores (ind./100g dry soil)	8	13	12	2	5	0.9	0.49
Ca2	6	13	6	0	0	1.4	0.29
Ca3	-	-	-	-	-	-	-
Ca4	2	0	5	2	5	0.5	0.71
Ca5	-	-	-	-	-	-	-
Plant parasites (%)	<b>94.0 a</b>	<b>94.3 a</b>	<b>73.0 c</b>	<b>80.5 b</b>	<b>94.7 a</b>	<b>187.7</b>	<b>&lt;0.0001</b>
Plant parasites (ind./100g dry soil)	<b>2112 a</b>	<b>2011 a</b>	<b>1839 a</b>	<b>1301 b</b>	<b>1889 a</b>	<b>7.1</b>	<b>&lt;0.01</b>
<i>Meloidogyne</i> spp.	16	0	10	0	9	1.2	0.38
<i>R. reniformis</i>	<b>2085 a</b>	<b>1973 a</b>	<b>1791 a</b>	<b>1275 b</b>	<b>1860 a</b>	<b>7.5</b>	<b>&lt;0.01</b>
<i>P. coffeae</i>	0	13	20	9	9	1.5	0.28
<i>H. seinhorsti</i>	<b>0 b</b>	<b>9 ab</b>	<b>3 ab</b>	<b>17 a</b>	<b>10 ab</b>	<b>3.5</b>	<b>0.05</b>
<i>H. multicinctus</i>	0	0	10	0	0	1.0	0.45
Tylenchidae	12	16	5	0	0	1.3	0.33

Ba1: Diplogasteridae, Diploscapteridae, Monhysteridae, Panagrolaimidae, Rhabditidae; Ba2: Cephalobidae, Plectidae; Ba3: Onchulidae, Pristomatolaimidae, Teratocephalidae; Ba4: Alaimidae; Fu2: Aphelenchidae, Aphelenchoididae, *Ditylenchus* spp. (Anguinidae); Fu4: Tylencholaimidae; Omn4: Dorylaimidae, Qusdianematidae; Omn5: Belondiridae; Ca2: *Seinura* sp. (Aphelenchoididae); Ca3: Tripylidae; Ca4: Anatonchidae, Ironidae, Monochidae; Ca5: Aporcelaimidae.

**Table 4. Densities (individual per 100g dry soil) of nematode trophic groups, functional guilds and plant-parasitic taxa in soil, proportions (%) of nematode trophic groups and microbial biomass in soil, for the compost treatments C1, C2, C3 and C4 at stage A (3 days after compost application) and the non-amended control CTL at stage O. Each functional guild regrouped a trophic group (Ba=bacterivore; Fu=fungivore; Omn=omnivore and Ca=carnivore) and a c-p value (from 1 to 5). C1: compost of sugarcane bagasse and sugarcane factory sludge; C2: compost of plant residues and sewage sludge; C3: compost of plant residues; C4: compost of sheepfold manure, vegetable oilcake-coffee, wool flock and magnesium. Means (n=3) at each stage followed by the same letter are not significantly different.**

	Stage P									
	C1		C2		C3		C4		CTL	
Microbial biomass (mg C. kg <sup>-1</sup> dry soil)	<b>131</b>	<b>b</b>	<b>142</b>	<b>ab</b>	<b>153</b>	<b>ab</b>	<b>207</b>	<b>a</b>	<b>93</b>	<b>b</b>
									<b>7.</b>	
Bacterivore (%)	<b>6.2</b>	<b>b</b>	<b>11.8</b>	<b>b</b>	<b>49.9</b>	<b>a</b>	<b>42.1</b>	<b>a</b>	<b>6</b>	<b>b</b>
Bacterivores (ind./100g dry soil)	<b>106</b>	<b>b</b>	<b>194</b>	<b>b</b>	<b>1216</b>	<b>a</b>	<b>1628</b>	<b>a</b>	<b>86</b>	<b>b</b>
Ba1	<b>50</b>	<b>b</b>	<b>113</b>	<b>b</b>	<b>1054</b>	<b>a</b>	<b>868</b>	<b>a</b>	<b>50</b>	<b>b</b>
Ba2	<b>44</b>	<b>b</b>	<b>69</b>	<b>b</b>	<b>151</b>	<b>b</b>	<b>760</b>	<b>a</b>	<b>36</b>	<b>b</b>
Ba3	6		9		11		0		0	
Ba4	6		3		0		0		0	
Fungivores (%)	<b>0.5</b>	<b>b</b>	<b>1.2</b>	<b>b</b>	<b>3.7</b>	<b>b</b>	<b>30.0</b>	<b>a</b>	<b>1.0</b>	<b>b</b>
Fungivores (ind./100g dry soil)	<b>9</b>	<b>b</b>	<b>18</b>	<b>b</b>	<b>79</b>	<b>b</b>	<b>1137</b>	<b>a</b>	<b>11</b>	<b>b</b>
Fu2	<b>6</b>	<b>b</b>	<b>8</b>	<b>b</b>	<b>76</b>	<b>b</b>	<b>1129</b>	<b>a</b>	<b>0</b>	<b>b</b>
Fu4	3		10		3		8		11	
Omnivores (%)	0.5		0.00		0.5		0.0		0.0	
Omnivores (ind./100g dry soil)	10		0		10		0		0	
Omn4	10		0		10		0		0	
Omn5	-		-		-		-		-	
Carnivores (%)	<b>0.4</b>	<b>b</b>	<b>1.7</b>	<b>a</b>	<b>0.7</b>	<b>ab</b>	<b>0.0</b>	<b>b</b>	<b>0.0</b>	<b>b</b>
Carnivores (ind./100g dry soil)	<b>6</b>	<b>ab</b>	<b>24</b>	<b>a</b>	<b>13</b>	<b>ab</b>	<b>0</b>	<b>b</b>	<b>0</b>	<b>b</b>
Ca2	0		8		0		0		0	
Ca3	0		9		13		0		0	
Ca4	6		7		0		0		0	
Ca5	-		-		-		-		-	
Plant parasites (%)	<b>92.3</b>	<b>a</b>	<b>85.3</b>	<b>a</b>	<b>45.2</b>	<b>b</b>	<b>27.9</b>	<b>c</b>	<b>91.4</b>	<b>a</b>
Plant parasites (ind./100g dry soil)	<b>1589</b>	<b>ab</b>	<b>1402</b>	<b>ab</b>	<b>1049</b>	<b>b</b>	<b>1045</b>	<b>b</b>	<b>994</b>	<b>b</b>
<i>Meloidogyne</i> spp.	6		11		0		0		8	
<i>R. reniformis</i>	<b>1557</b>	<b>a</b>	<b>1329</b>	<b>ab</b>	<b>993</b>	<b>b</b>	<b>998</b>	<b>b</b>	<b>948</b>	<b>b</b>
<i>P. coffeae</i>	<b>3</b>	<b>c</b>	<b>4</b>	<b>c</b>	<b>22</b>	<b>a</b>	<b>6</b>	<b>bc</b>	<b>20</b>	<b>ab</b>
<i>H. seinhorsti</i>	3		25		17		34		6	
<i>H. multicinctus</i>	<b>10</b>	<b>b</b>	<b>23</b>	<b>a</b>	<b>3</b>	<b>b</b>	<b>0</b>	<b>b</b>	<b>0</b>	<b>b</b>
Tylenchidae	10		10		14		7		12	

**Table5** Densities (individual per 100g dry soil) of nematode trophic groups, functional guilds and plant-parasitic taxa in soil, proportions (%) of nematode trophic groups and microbial biomass in soil, for the compost treatments C1, C2, C3 and C4, and the non-amended control CTL) at stages P (at banana planting) and F (final stage). Each functional guild regrouped a trophic group (Ba=bacterivore; Fu=fungivore; Omn=omnivore and Ca=carnivore) and a c-p value (from 1 to 5).. C1: compost of sugarcane bagasse and sugarcane factory sludge; C2: compost of plant residues and sewage sludge; C3: compost of plant residues; C4: compost of sheepfold manure, vegetable oilcake-coffee, wool flock and magnesium. Means (n=3) at each stage followed by the same letter are not significantly different.

	Stage F											
	C1		C2		C3		C4		CTL		F	P
Microbial biomass (mg C. kg <sup>-1</sup> dry soil)	<b>151</b>	<b>b</b>	<b>133</b>	<b>b</b>	<b>125</b>	<b>b</b>	<b>206</b>	<b>a</b>	<b>133</b>	<b>b</b>	<b>8.1</b>	<b>&lt;0.01</b>
Bacterivore (%)	<b>3.8</b>	<b>b</b>	<b>2.7</b>	<b>b</b>	<b>4.0</b>	<b>b</b>	<b>13.7</b>	<b>a</b>	<b>1.2</b>	<b>b</b>	<b>10.8</b>	<b>&lt;0.01</b>
Bacterivores (ind./100g dry soil)	<b>89</b>	<b>ab</b>	<b>51</b>	<b>b</b>	<b>81</b>	<b>ab</b>	<b>226</b>	<b>a</b>	<b>18</b>	<b>b</b>	<b>4.4</b>	<b>0.03</b>
Ba1	42		8		21		125		10		2.7	0.09
Ba2	<b>23</b>	<b>b</b>	<b>22</b>	<b>b</b>	<b>22</b>	<b>b</b>	<b>72</b>	<b>a</b>	<b>8</b>	<b>b</b>	<b>5.0</b>	<b>0.02</b>
Ba3	16		19		36		18		0		1.0	0.44
Ba4	8		2		2		11		0		0.8	0.58
Fungivores (%)	<b>0.9</b>	<b>b</b>	<b>0.4</b>	<b>b</b>	<b>3.3</b>	<b>b</b>	<b>7.3</b>	<b>a</b>	<b>0.4</b>	<b>b</b>	<b>13.7</b>	<b>&lt;0.001</b>
Fungivores (ind./100g dry soil)	<b>22</b>	<b>b</b>	<b>9</b>	<b>b</b>	<b>55</b>	<b>b</b>	<b>121</b>	<b>a</b>	<b>6</b>	<b>b</b>	<b>14.9</b>	<b>&lt;0.001</b>
Fu2	<b>3</b>	<b>c</b>	<b>0</b>	<b>c</b>	<b>53</b>	<b>b</b>	<b>110</b>	<b>a</b>	<b>2</b>	<b>c</b>	<b>17.3</b>	<b>&lt;0.001</b>
Fu4	19		9		2		11		4		2.5	0.11
Omnivores (%)	0.5		2.1		2.0		1.8		2.6		0.5	0.73
Omnivores (ind./100g dry soil)	10		37		29		30		39		0.5	0.75
Omn4	10		37		29		27		39		0.5	0.76
Omn5	0		0		0		3		0		1.0	0.45
Carnivores (%)	<b>1.2</b>	<b>ab</b>	<b>1.3</b>	<b>b</b>	<b>0.6</b>	<b>b</b>	<b>2.6</b>	<b>a</b>	<b>0.8</b>	<b>b</b>	<b>3.5</b>	<b>0.02</b>
Carnivores (ind./100g dry soil)	23		26		9		43		12		2.9	0.08
Ca2	-		-		-		-		-		-	-
Ca3	8		4		9		4		0		1.1	0.41
Ca4	12		22		0		28		12		3.1	0.07
Ca5	3		0		0		11		0		1.6	0.25
Plant parasites (%)	<b>93.6</b>	<b>a</b>	<b>93.5</b>	<b>a</b>	<b>90.1</b>	<b>a</b>	<b>74.6</b>	<b>b</b>	<b>95.0</b>	<b>a</b>	<b>18.3</b>	<b>&lt;0.001</b>
Plant parasites (ind./100g dry soil)	2080		1840		1724		1222		1422		1.6	0.24
<i>Meloidogyne</i> spp.	<b>2</b>	<b>b</b>	<b>13</b>	<b>a</b>	<b>2</b>	<b>b</b>	<b>5</b>	<b>b</b>	<b>3</b>	<b>b</b>	<b>3.6</b>	<b>0.05</b>
<i>R. reniformis</i>	2050		1805		1716		1196		1398		1.6	0.24
<i>P. coffeae</i>	17		10		2		0		10		1.6	0.24
<i>H. seinhorsti</i>	5		1		2		7		7		1.3	0.33
<i>H. multicinctus</i>	0		0		0		0		4		1.0	0.45
Tylenchidae	6		11		2		14		0		1.2	0.39

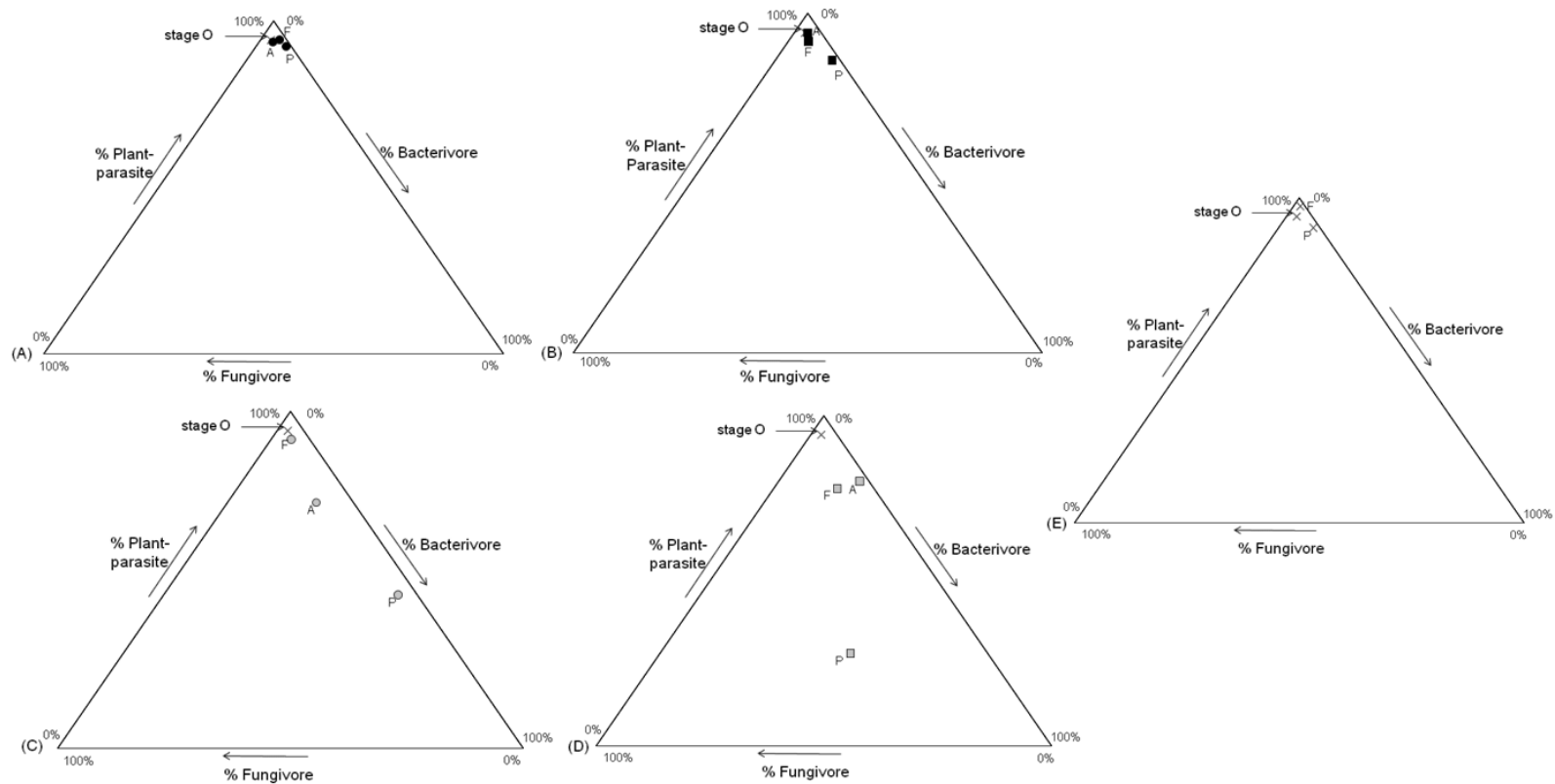
Table 5. (continued)

The Enrichment Profile (EP) summarizes the structure of the first trophic level of the nematofauna food web (Fig 3) (Ferris and Bongers, 2006). At stage O, the EP was characterized by a high dominance of plant-feeding nematodes.

During our experiment, the supply of composts C3 and C4 led to a modification of the structure of the first level of the nematode food web, but this structure remained unchanged in treatments C1 and C2.

In treatment C3, EP was modified mainly by an increased proportion of bacterivores between stages O and A and between stages A and P. Afterwards, the proportion of bacterivores collapsed between stages P and F, and the structure of the first level of the food web returned to what it was at stage O.

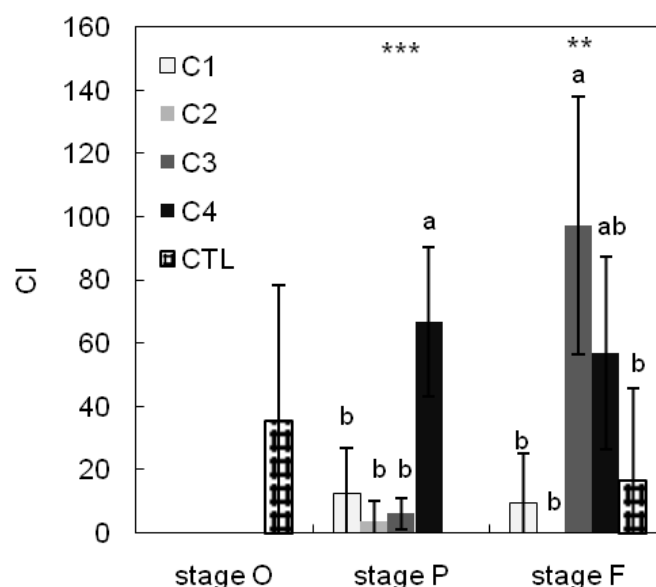
In treatment C4, the change in EP indicated a more complex modification of the food web structure: the proportion of bacterivores and fungivores increased slightly between stages O and A, and more significantly between stages A and P. Finally, at stage F, the EP in C4 returned to a value similar to that of stage A.



**Figure 3. The Enrichment Profile (EP) for (A) C1, (B) C2, (C) C3, (D) C4, and (E) the control. Stage O (original stage), A (stage at compost application), P (at banana planting) and F (final stage) are indicated. C1: compost of sugarcane bagasse and sugarcane factory sludge; C2: compost of plant residues and sewage sludge; C3: compost of plant residues; C4: compost of sheepfold manure, vegetable oilcake-coffee, wool flock and magnesium.**



The Channel Index (CI) was significantly higher in C4 than in the other treatments at stage P (Fig 4). At stage F, C3 and C4 exhibited the highest values of CI, but only C3 was statistically different than the control.



**Figure 4.** Channel Index (CI) according to treatments (the composts C1, C2, C3 and C4, and the non-amended control CTL), at stages O (at original stage), P (at banana planting) and F (at final stage). C1: compost of sugarcane bagasse and sugarcane factory sludge; C2: compost of plant residues and sewage sludge; C3: compost of plant residues; C4: compost of sheepfold manure, vegetable oilcake-coffee, wool flock and magnesium. Means (n=3) at each stage followed by the same letter are not significantly different. \*\*,  $P < 0.01$ ; \*\*\*,  $P < 0.001$ .

## 2.5. Discussion

### 2.5.1. Effects of composts on plant-parasitic nematode control

Numerous authors (*e.g.* Yeates, 1987 ; Tixier et al., 2006, Van der Stoel et al., 2006) showed that the quantity of root resource influences the size of plant-parasitic nematodes populations. We, therefore, considered two factors in this experiment to interpret the effect of composts on the control of plant-parasitic nematodes: (i) the quantity of available roots, which depends on the stage of banana plant growth and on the growth conditions of banana plant, and (ii) the direct effect of organic amendment. These two factors exhibited different effects depending on the plant-parasitic nematode taxon.

### 2.5.1.1. Effects of composts on the quantity of root resources

In this experiment, shoot and root growths were highly correlated to the quantity of available N in the pots. The relationship was linear, with a slope relative to the root part lower than that of the shoot part. This indicated that N use was more efficient in the shoot system than in the roots. In the part of N cycle considered in this experiment, banana plants seemed to favor shoot growth over root growth.

Compost C1 was characterized by large organic soluble fraction, corresponding to 76% of added organic matter. C1 thus supplied the higher N compared to the other treatments. This type of low-C:N organic material exhibits fast mineralization due to high rate of labile elements (Thuriès et al., 2002). C3 and C4, for which ligno-cellulosic fraction was the greatest, mineralized slower because of the recalcitrant properties of their organic matter, and thus, they supplied less N during the experimentation. Between these two extremes, C2, characterized mainly by cellulose and soluble fraction, mineralized at an intermediate speed, also supplying an intermediate quantity of N. C1 and C2 inputs thus enhanced root system development, whereas the root system sizes with C3 and C4 were equivalent to those of the control.

### 2.5.1.2. Compost effects on the size of populations of banana parasitic nematodes

At the end of the experiment (13 weeks), the four composts led to a control of populations of *P. coffeae* and/or *R. reniformis*, but not of *R. similis*, *H. seinhorsti*, *H. multicinctus* and *Meloidogyne* spp.

According to the regulatory factor done by ANCOVA (*i.e.* the treatment effect or the interaction effect) and to the suppressed plant-parasitic nematode taxon, four scenarios of control could be proposed:

1. C1 generated an increase in root biomass, associated to an increase in *R. reniformis* population in the roots, but not that of *P. coffeae*. According to the ANCOVA, *P. coffeae* and *R. reniformis* were controlled, which is shown by the interaction effect between the treatment and the root biomass. These results indicated that the more the root system grew, the more suppressive the effect of compost was. In fact, the differences of population abundances between C1 and the control strengthened when the root biomasses increased. However, *P. coffeae* was less controlled than *R. reniformis*, and this compost exhibited opposing effects on *R. reniformis*. In fact, there was a positive treatment effect on these populations compared to the control, whereas the interaction effect was negative.

In other words, their population was all the more controlled as the root system developed despite the positive and latent effect of this compost on *R. reniformis*.

2. C2 led to an increase in root biomass, but the populations of *P. coffeae* and *R. reniformis* in the roots were equivalent to the control. As previously, the suppressive effect of compost on *R. reniformis* depended on root growth. On the other hand, the suppression of *P. coffeae* seemed to be independent of root growth, since only the treatment effect was significant. This suggests that, in this case, the suppression was triggered by factors external to the banana plant.
3. C3 was characterized by abundances of *P. coffeae* lower than those of the control within equivalent root biomasses. These lower abundances were due to a suppressive effect of treatment that was independent of the root system size. The control of *R. reniformis* was less distinct than that of *P. coffeae*.
4. Finally, as for C1, the suppressive effect of C4 on *R. reniformis* populations seemed to be related to plant growth stage. Although root biomasses were equivalent between C4 and the control at the end of the experiment, the decrease in *R. reniformis* populations was all the greater as that the plant grew. The control of *P. coffeae*, however, was less efficient than that of *R. reniformis*.

The effect of compost was very different from one product to another, which is coherent with other studies on banana (Pattison et al., 2006; Tabarant et al., 2011), or on other plants (*e.g.* Akhtar, 1999; Bulluck et al., 2002). Our results suggest two types of control:

- (i) When the interaction factor between root biomass and treatment was significant: the intensity of plant-parasitic nematode control increased with root biomass. In other words, the more the root biomass increased, the less plant-parasitic nematodes multiplied relative to the control. This suggests that “*in planta*” mechanisms of plant-parasitic nematode control occurred and impeded the development of plant-parasitic nematode populations. According to some authors (*c.f.* Oka, 2010), a compost input could induce plant resistance and tolerance to nematodes, which could explain why the development of plant-parasitic nematode populations was all the more impeded as root system developed in our experiment.
- (ii) When the treatment factor was significant: plant-parasitic nematode suppression did not depend on the stage of plant growth. Many regulatory mechanisms, other than

those related to plant functioning, are known to be enhanced following a compost input, such as the development of nematophagous fungi or of top-predators, or allelopathic effects (*c.f.* Abawi and Widmer, 2000; Oka, 2010).

To explain the opposing effects of C1 on *R. reniformis*, we thus can hypothesized that advantageous conditions were set following the application of compost (which could explain their higher soil abundance at stage P than the control), but after banana plantation, “*in planta*” regulation processes were generated by this compost.

In our experiment, the compost input led to a physical effect of dilution of *P. coffeae* and *R. reniformis* populations in the roots. In fact, the decreased root densities resulted either from decreased abundance (observed in C3 and C4), or from increased root biomass (observed in C1 and C2) or from the two parameters. In all the cases, the invasion of plant-parasitic nematodes within root tissues was decreased by the compost input.

#### 2.5.1.3. Compost effects on specific composition of plant-parasitic nematodes in the roots

The structure of the parasitic complex was slightly modified after compost input. *Meloidogyne* spp. represented a higher part of this complex in C3 than in the other treatments, and the proportion of *Hoplolaimus seinhorsti* was larger in C4 than in the other treatments. However, the proportions of *P. coffeae* and *R. reniformis*, the two regulated species, were equivalent whatever the treatment. These results led us to exclude the hypothesis of interspecific competition to explain the observed nematode control. In fact, competition should induce a decrease in the abundances of the less competitive species, but also a decrease in their representation. The changes in the proportions in *Meloidogyne* spp. and *H. seinhorsti* would rather be due to environmental modifications more favorable to *Meloidogyne* spp. and *H. seinhorsti* in C3 and C4 respectively.

### 2.5.2. Compost effects on soil nematode communities

#### 2.5.2.1. Direct effects of organic material application on nematode community structure

In this experiment, the 4 composts can be split in 2 groups: the composts that led to changes in nematofauna communities (C3 and C4), and the composts that did not induce notable changes (C1 and C2).

Our results showed that the abundances of bacterivore, fungivore and plant-parasitic nematodes were modified just after C3 and C4 input (*i.e.* at stage A). The very fast increase (3

days between the stages O and A) of Ba1 and Fu2 guilds could be due to (i) the increase in r-strategist populations (c-p1 nematodes) already present in soil at the moment of compost application and that are very sensitive to organic enrichment, and/or, (ii) the introduction of “exogenous” nematodes present in these composts. Composting is a process that converts organic substrates into stabilized organic matter, which results from microorganism activities (Mustin, 1987). Gagarin (2000) and Steel et al. (2010) showed that, in the course of this biologically-mediated process, the structure of nematode communities in the composts varied, mature composts being dominated by the Ba1, Ba2 and Fu2 guilds. In our study, the increase in populations would rather be due to an exogenous input with the composts, considering that we observed no significant changes in microbial biomass.

Only C4 exhibited a suppressive effect on soil plant-parasitic nematode populations, which was revealed by the decrease in *R. reniformis* populations in soil compared to the control. By reason of its fast effect, C4, composed by a mix of sheepfold manure and various oilcakes that often exhibited nematotoxic activities (Akhtar and Mahmood, 1996; Chitwood, 2002; Oka, 2010), especially on *R. reniformis* (Badra et al., 1979) could act *via* chemical releases on *R. reniformis*.

#### 2.5.2.2. *Changes in nematode food web structure*

C3 and C4 stimulated opportunistic and basal microbivorous nematodes. The bacterivorous and fungivorous nematodes are known to respond to organic enrichment (*e.g.* Ferris and Bongers, 2006) but their response varies between functional guilds and depends on the quantity and quality of organic amendments (DuPont et al., 2009; Ferris and Matute, 2003). In our experiment, we observed three different decomposition pathways based either on the compost input or on the banana root resources: (i) Treatments C1 and C2, for which the composts were mainly composed of cellulose and soluble fraction, and the control, exhibited a decomposition pathway based on the root resources. The input of these two composts did not generate any increase in microbial biomass and microbivorous nematode populations, suggesting that the availability of organic matter was low. Plant-parasitic nematodes in soil stayed at high levels, representing about 90% of the whole soil nematode community. (ii) Treatment C3, for which the compost exhibited the most equilibrated composition between the several organic fractions, exhibited decomposition pathways following the bacterial pathway attacking organic input and following the herbivore pathway feeding on roots. Nevertheless, the bacterial pathway seemed to be transitory since, at

stage F, the dominant decomposition pathway became the root resources. (iii) C4, for which the compost was characterized by large inputs of soluble fraction and lignins, exhibited a decomposition pathway led by the fungi decomposing the compost input and a decomposition pathway of roots attacked by the fungivores at stage P compared to the other. Nevertheless, this fungal decomposition pathway seemed to be transitory like C3, since the decomposition pathway based on the roots became dominant at stage F.

Although the duration of our experiment was short (three months), the speed of organic material decomposition in tropical climate is very fast (Palm et al., 2001), which permits assessment of the decomposition pathways for these composts. Our results suggest that the decomposition pathways of composts depend on the quality of organic matter, which is coherent with the soil food web model presented by Holtkamp et al. (2008), separating in a similar way the decomposition pathways in relation to type of C (labile C, soluble C, and recalcitrant C).

Moreover, a fungal decomposition pathway might permit more C to be maintained within soil food web than a bacterial decomposition pathway, since there is less C loss by respiration with fungi (Coleman et al., 1983).

Finally, we observed in this experiment that the populations of carnivorous nematodes were slightly increased three weeks after the input of C2, and ten weeks later in C4. These two increases in carnivore proportions probably intensified predation pressure, which depends on relative abundance of carnivores more than on their absolute abundance, as mentioned by Sánchez-Moreno and Ferris (2007). An increase in carnivorous nematodes has already been described by Okada and Harada (2007) using composted rice straw and these are considered important regulators of plant-parasitic nematodes (Bilgrami, 2008). In our experiment, we did not identify the regulator agents, and the observed increased in carnivores seemed too low to explain the observed plant-parasitic nematode suppression.

## **Acknowledgments**

This work was partly granted by a CIFRE convention. The authors thank P. Villemin (SITA Verde S.A.S., Baie-Mahault, Guadeloupe) for his support.

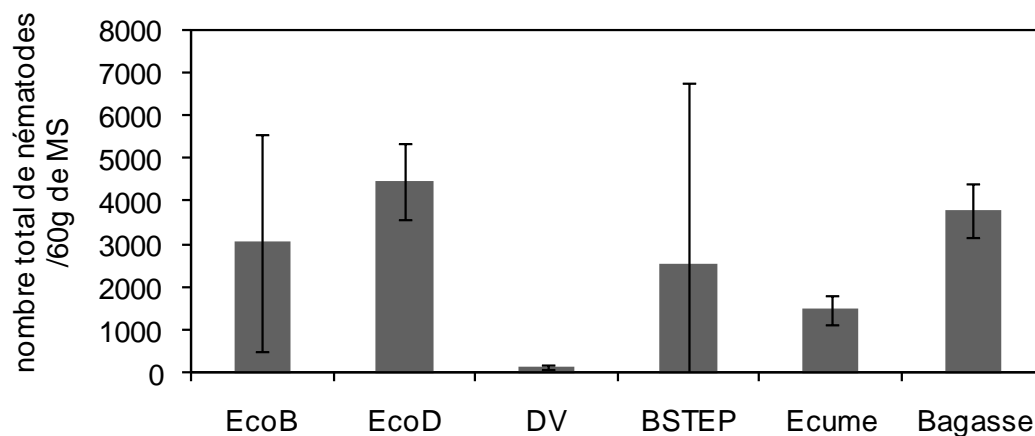
## **Références à la fin du mémoire**

Les matières organiques, brutes ou compostées, sont directement en relation avec leur environnement biologique. Elles hébergent une microflore capable de s'y développer, et sont aussi susceptibles de porter des organismes plus gros, tels que des nématodes. En effet, les nématodes peuvent migrer grâce aux courants d'air, aux ruissellements des eaux de pluies et peuvent être transportés par les insectes et autres invertébrés (Hodda et al., 2009) ; et certains se nourrissent aussi de la microflore. De plus, le compostage étant un processus aérobie et thermogène contrôlé par les microorganismes, de nombreux organismes participent à cette transformation de la matière organique, dont principalement les bactéries et les champignons, mais aussi les nématodes (Mustin, 1987). Steel et al. (2010) et Gagarin (2000) ont montré que les communautés de nématodes dans un compost étaient clairement dominées par les bactérivores et les fongivores les plus r-stratégistes. Quelques omnivores et carnivores facultatifs ont été détectés en fin de compostage. L'apport de composts ou de matières brutes dans un sol engendre donc une inoculation des individus présents sur le substrat. Nous avons voulu vérifier si les matières organiques que nous avons à disposition et que nous avons testées pour le contrôle des nématodes parasites du bananier étaient également porteuses de nématodes et de quels types de nématodes il s'agissait.

Six matières organiques ont été prélevées à la plateforme de compostage de SITA-Verde à Gardel (Le Moule, Guadeloupe), dont 4 matières organiques brutes (des déchets verts, des boues de station d'épuration, des écumes de sucrerie et de la bagasse de canne à sucre) et 2 composts fabriqués par SITA-Verde (Ecogwa B<sup>®</sup>, compost de boues de station d'épuration et de déchets verts, et Ecogwa D<sup>®</sup>, compost de déchets verts).

L'extraction des nématodes de ces matières organiques par élutriation (Seinhorst, 1962) a montré que toutes les matières organiques que nous avons testées étaient le support de nématodes. En revanche, la capacité à supporter les populations de nématodes dépendait de chaque matière (Figure 1). Les abondances les plus importantes se trouvent dans le compost Ecogwa D<sup>®</sup> et la bagasse ; à l'opposé, les déchets verts présentent de faibles quantités de nématodes. On peut également remarquer que les boues de station d'épuration et le compost

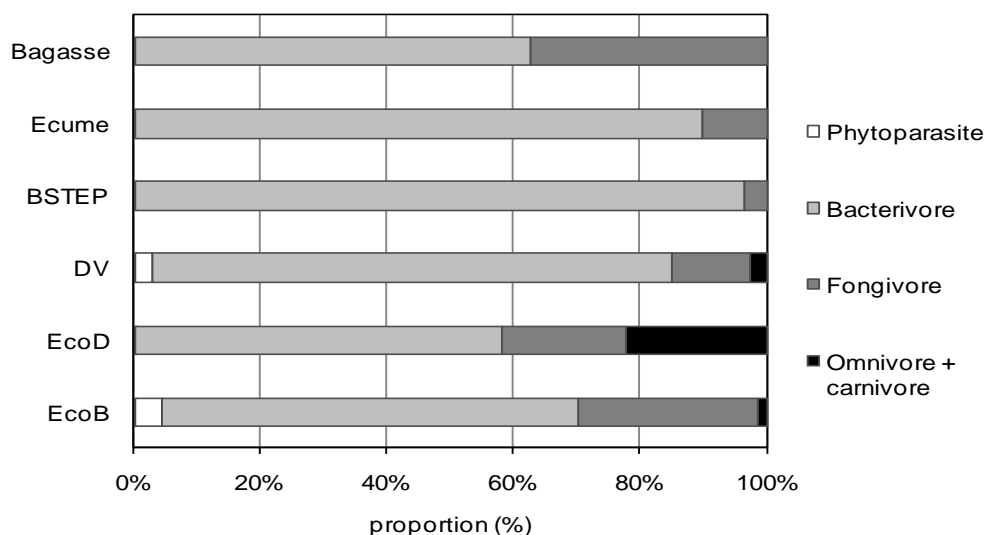
Ecogwa B<sup>®</sup> montrent les plus fortes variabilités dans les abondances de nématodes, ce qui suggère que les nématodes se développent particulièrement de manière agrégée et non uniforme dans ces matières.



**Figure 1** Abondance de nématodes apportés avec le compost Ecogwa B<sup>®</sup> (EcoB), le compost Ecogwa D<sup>®</sup> (EcoD), les déchets verts (DV), les boues de station d'épuration (BSTEP), les écumes de sucreries (Ecume) et la bagasse, à une dose fraîche correspondante à 60g de matière sèche.

Quelque soit la matière organique, les nématodes bactérivores dominent la nématofaune présente, puis les fongivores (Figure 2). Seuls les déchets verts et Ecogwa B<sup>®</sup> présentent des nématodes phytophages, dans une faible proportion. Les nématodes omnivores et carnivores sont également présents dans ces deux dernières matières, ainsi que dans le compost Ecogwa D<sup>®</sup>.





**Figure 2** Structure trophique de la nématofaune présente dans le compost Ecogwa B<sup>®</sup> (EcoB), le compost Ecogwa D<sup>®</sup> (EcoD), les déchets verts (DV), les boues de station d'épuration (BSTEP), les écumes de sucreries (Ecume) et la bagasse.

Les matières organiques, brutes ou compostées, ont donc apporté avec elles des nématodes. Leur abondance n'est pas négligeable, mais restent nettement inférieure à l'abondance moyenne de nématodes présents dans nos pots (environ 35 000 nématodes dans 3L de sol). La plupart sont bactérivores ou fongivores. La question de la résilience de ces populations se pose, à l'instar des travaux existant sur la microflore (Calbrix et al., 2007 ; Saison et al., 2006), que nous n'avons pas traité dans ce travail.

## Chapitre 3 :

Variabilité spatiale et effet de la  
structure du sol sur les populations de  
nématodes parasites du bananier et les  
communautés de nématodes dans le sol à  
l'échelle du profil cultural

## **Chapitre 3 : Variabilité spatiale et effet de la structure du sol sur les populations de nématodes parasites du bananier et les communautés de nématodes dans le sol à l'échelle du profil cultural**

### **3.1. Introduction**

Le système racinaire du bananier est constitué de plusieurs centaines de racines primaires à croissance continue (Riopel and Steeves, 1964), dont le diamètre se situe entre 4 et 10 millimètres et qui peuvent atteindre 5 mètres de longueur (Beugnon et Champion, 1966) et de racines latérales (primaires, secondaires et tertiaires) à croissance déterminée, plus petites. Les racines latérales primaires présentent des diamètres de 0.5 à 4mm, pour une longueur comprise entre 3 et 15cm, alors que les racines latérales tertiaires sont rares et de diamètre d'environ 200µm (Draye et al., 2002). Les racines sont émises par vagues pendant la phase de préfloraison (Lavigne, 1987). Les vitesses d'élongation observées varient selon les conditions du milieu mais peuvent atteindre 4cm par jour (Beugnon and Champion, 1966).

La structure du sol est susceptible de modifier l'architecture et la biomasse racinaire (Dorel, 2001; Lecompte et al., 2005). La croissance des plus grosses racines est affectée par une diminution de la macroporosité ; et le compactage du sol multiplie par quatre la fréquence de mortalité des racines primaires, mais n'induit pas de modifications globales de la trajectoire des racines (Lecompte, 2002). Les racines apparaissent cependant plus tortueuses dans les sols compactés. Lecompte (2002) a observé qu'en cas de fort compactage du sol, la masse sèche de la plante pouvait être diminuée. Les racines du bananier explorent un volume de sol dans lequel les nématodes sont agrégés en patch (Yeates, 2004). Les patches se créent en fonction de la disponibilité des ressources ou les conditions abiotiques. Entre les patches, la composition spécifique et les dynamiques des populations sont différentes. (Ferris et Bongers, 2006) soulignent ainsi que le réseau trophique tellurique comprend des groupes de communautés

ouvertes de nématodes, structurées dans l'espace, avec des migrations d'individus de patches en patches.

Nous nous proposons dans cette partie du mémoire de traiter la question suivante : Peut-on expliquer cette distribution hétérogène (en patches) des nématodes dans le sol de la bananeraie par l'hétérogénéité spatiale de la répartition de leurs ressources (racines de bananiers et amendements organiques) et de celle de la structure du sol, qui conditionne les caractéristiques de leur milieu de vie ?

Nous pensons en effet :

(i) que la variabilité de la répartition spatiale des nématodes libres peut s'expliquer, au moins pour partie, par l'hétérogénéité spatiale de la structure du sol qui détermine leurs conditions de vie. En effet, les nématodes libres vivent dans le film d'eau qui entoure les particules de sol et qui emplit la porosité. La géométrie de l'espace poral détermine l'épaisseur du film et la vitesse des transferts d'eau ce qui influence les déplacements des nématodes et leur activité (Görres et al., 1999; Neher et al., 1999). Or, les caractéristiques physiques (structure, porosité, humidité) des horizons travaillés sont spatialement très hétérogènes, en raison de l'hétérogénéité des contraintes appliquées au sol. Cette dernière est liée à la profondeur d'action des outils et à l'énergie appliquée qui varient d'un instrument à l'autre, à la localisation des tassements lié aux passages de roues qui n'affectent qu'une partie de la parcelle, à l'effet du climat, plus intense à proximité de la surface, *etc.*

(ii) que la répartition de ces mêmes nématodes libres est par ailleurs très dépendante de la localisation des ressources en matière organique au sein du sol. En effet, ces nématodes se nourrissent soit de matière organique plus ou moins décomposée, soit d'autres organismes très dépendant de la présence de celle-ci (bactéries, champignons, flagellées, rotifères, *etc.*).

(iii) que les nématodes phytoparasites sont également influencés indirectement par la structure du sol, car les racines du bananier dont ils dépendent sont très sensibles à cette caractéristique, leur densité étant plus grande dans les zones les plus poreuses qui offrent moins de résistance à leur croissance et de meilleures conditions de fonctionnement.

Pour tester ces hypothèses, nous avons mis en place un essai au champ, comparant des traitements avec et sans apport de compost dans la bananeraie, puis dénombré les différentes catégories de nématodes à partir d'un échantillonnage systématique au sein du profil cultural

basé sur (i) le repérage des différents horizons et (ii) la distance au bananier et à la zone d'apport de compost.

Le profil cultural est défini comme l'ensemble constitué par la succession des couches de sol individualisées par l'intervention des instruments de culture, les racines des végétaux et les facteurs naturels réagissant à ces actions (Hénin et al., 1969). Une méthode de description originale du profil cultural a été développée par Gautronneau et Manichon (1987), qui comprend une étape de stratification de la face d'observation. Pour cette étape, on réalise une partition verticale, en identifiant les horizons créés par les outils de travail du sol et une partition latérale, basée sur le repérage des passages de roues lors des différentes opérations culturales. Cette cartographie de la face d'observation du profil dessine des compartiments de sol (unités morphologiques), au sein desquels est décrite la structure du sol, sur des critères morphologiques essentiellement basés sur le degré de fragmentation du sol ainsi que l'importance et la nature de la macroporosité (Richard et al., 1999 ; Dorel et al., 2000; Roger-Estrade et al., 2009). Nous avons utilisé cette approche pour décrire, dans ces compartiments, (i) la structure, (ii) l'enracinement et (iii) l'abondance et la composition spécifique des communautés de nématodes dans le sol et les racines. L'objectif de l'étude étant de mettre en relation ces trois types d'observations.

## 3.2. Matériel et méthodes

### 3.2.1. Site expérimental et mise en place de l'essai

L'étude se situe à Capesterre-Belle-Eau (Guadeloupe, 16°N, 61°W) sur un sol de type brun-rouille à halloysite (IUSS Working Group WRB, 2006) sur une parcelle de 2.5 hectares. Cette parcelle est cultivée en monoculture de banane depuis 1975. Les plants de la culture précédente ont été détruits par l'injection de glyphosate dans chaque pied en septembre et en octobre 2008, puis on a apporté 2 tonnes/ha de dolomie. En novembre 2008, la préparation du sol a été effectuée à l'aide d'une rotobèche (Tortella®). Les nouveaux bananiers issus de la culture *in vitro* (*Musa acuminata*, sous-groupe Cavendish, cv. Grande-Naine) ont été plantés en janvier 2009 selon une trame dite de « double rang », comprenant une rangée de bananiers séparée de sa voisine par un petit espacement (2 m) d'un côté et par un grand espacement (3.50 m) de l'autre. Une fois par mois, les bananiers sont fertilisés au pied par l'apport, alternativement de 100g d'un

engrais magnésien et azoté (20% N, 7% MgO et 18% CaO) et 100g d'un engrais complet (15% N, 4% P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>, 30% K<sub>2</sub>O et 6%Mg).

Cette étude s'inscrit dans un essai où cinq traitements ont été comparés (trois traitements avec apport d'amendements organiques (bagasse, écumes de sucrerie et un compost) n'ayant pas reçu de traitement nématicide, un traitement dans lequel la culture a été protégée à l'aide d'un apport de nématicide et un témoin, où la culture de banane n'a reçu ni nématicide, ni amendements l'année de l'expérimentation). Dans cette étude, nous n'avons utilisé que les sous-parcelles correspondant au témoin et au traitement ayant reçu un amendement organique de type compost. Les produits ont été apportés en surface autour de chaque pied de bananier en février 2009. La dose d'amendement a été calculée afin d'apporter 5.5 tonnes de produit par hectare, soit, en tenant compte de la surface occupée par chaque pied, 14kg de bagasse, 8kg d'écumes et 14kg de compost respectivement par pied. Le nématicide (Némathorin®10G, matière active :fosthiazate) a été apporté à la dose de 7.5g de matière active par hectare.

La parcelle a été divisée en 25 sous-parcelles expérimentales de 500 m<sup>2</sup> chacune contenant 143 bananiers. Chacune des sous-parcelles a été aléatoirement attribuée à l'un des cinq traitements, de manière à répéter 5 fois chaque traitement dans un dispositif à un seul bloc.

A la période de floraison des bananiers (en août 2009), trois des cinq sous-parcelles expérimentales du traitement compost et du témoin, ont été tirées au sort pour y réaliser un profil cultural sous l'un des 20 bananiers choisis au hasard au cœur de cette sous-parcelle. Ces 20 bananiers sont considérés comme les moins influencés par un effet de bordure.

### ***3.2.2. Description des profils cultureux et échantillonnage***

Les six profils cultureux réalisés ont été décrits en suivant une méthode inspirée de celle de Gautronneau et Manichon (1987) et décrite en détail dans Dorel et al. (2000). Les fosses ont été creusées à 50cm en avant du pied du bananier, perpendiculairement au rang de plantation et au sens de travail du sol. La face d'observation, centrée sur le pied de bananier, avait 0.6 m de profondeur et 2 m de large. Sur cette face, on a délimité avec soin les unités morphologiques. Puis une grille carrée de maille décimétrique a été placée sur la face d'observation, pour permettre un repérage précis des observations.

Nous avons déterminé dix positions sur la face d'observation (Figure 1) sur lesquelles nous avons centré nos prélèvements. Ces derniers ont été réalisés à trois profondeurs (10cm, 30cm et 50cm) et à trois distances au pied (0cm, 80cm et 130cm) ce qui nous a permis de définir 9

compartiments au sein du profil (Figure 1). Seul le compartiment correspondant à la profondeur 10cm et à la distance au pied 0cm a été décrit à l'aide de deux prélèvements de nématodes (à +20 et -20 cm de l'axe du pseudo-tronc du bananier), compte-tenu de l'importance du système racinaire à ce niveau. Pour chaque prélèvement, le sol et les racines ont été récupérés sur une surface d'environ 1dm<sup>2</sup>. 60 prélèvements de sol et de racines ont donc été réalisés au total afin d'analyser les diamètres et les taux de nécroses des racines, les nématodes phytoparasites dans les racines, les nématodes dans le sol et les variables du milieu.

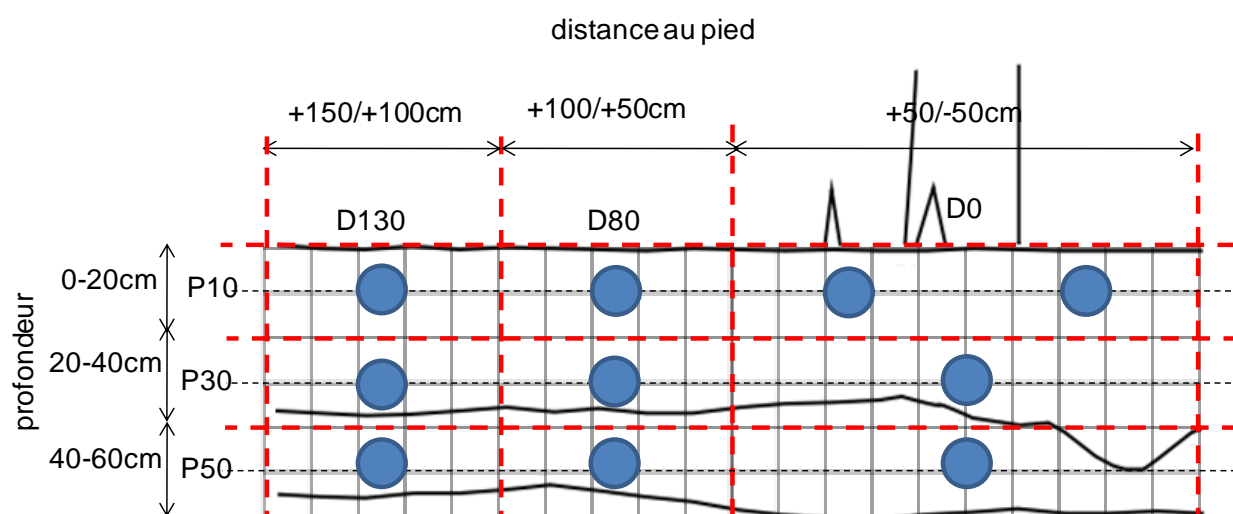


Figure 1 Plan d'échantillonnage pour les prélèvements de racines et de sol. La grille utilisée est constituée de carrés de 10cm de côté. Les compartiments du profil sont délimités par les tirets rouges, les ronds bleus symbolisent les localisations des prélèvements (sol et racines).

### 3.2.3. Densité, nécrose et diamètre des racines

La position de chaque racine apparaissant sur la face d'observation a été localisée précisément à l'aide de la grille décimétrique. Carré par carré, il a ainsi été possible d'évaluer une densité de racine (nombre de racines / dm<sup>2</sup>).

Des échantillons de racines mesurant une dizaine de centimètres ont été prélevés en creusant dans le sol perpendiculairement au profil. Ces racines ont été lavées doucement puis scannées à une résolution de 2400 dpi. Le diamètre moyen a été mesuré à l'aide du logiciel WinRHIZO 2009a Software (Regent Instruments Canada Inc.). La méthode de calcul est basée sur la définition de classes de couleur attribuées à la racine et au fond. WinRHIZO 2009a a aussi été utilisé pour calculer la surface des parties saines et nécrosées des racines après avoir attribué des classes de couleurs pour les nécroses, pour les parties saines et pour le fond de scannage. En

effet, la couleur des racines nécrosées par le parasitisme tellurique vire du rougeâtre au noir alors qu'une racine saine est plutôt blanche. Le taux de nécrose est exprimé par le ratio surface racinaire nécrosée sur la surface racinaire totale.

#### **3.2.4. Nématodes dans les racines et dans le sol**

Le protocole utilisé pour l'extraction et l'identification des nématodes phytoparasites est présenté en détail dans les chapitres 1 et 2 de la thèse. Les identifications ont été réalisées à l'aide de Siddiqi (2000) et Luc et al. (1990). La densité de nématodes dans les racines est exprimée pour chaque espèce comme le nombre d'individus pour 100g de racines fraîches. Le protocole utilisé pour l'extraction et l'identification des taxons de nématodes dans le sol est également présenté en détail dans les chapitres 1 et 2 de la thèse. La densité de nématodes dans le sol est exprimée, en nombre d'individus pour 100g sol sec.

Concernant les nématodes du sol, les identifications des nématodes ont été réalisées au niveau de la famille ou du genre lorsque cela était possible, à l'aide de Bongers (1994) et Andrassy (2005 ; 2007). Les identifications des Dorylaimida ont été complétées à l'aide du logiciel Dorylaimid Genera of the World, CAT 3.43 (Zullini et Ekschmitt, 2007). Chaque nématode « libre » a ensuite été alloué à un des cinq groupes trophiques décrits par Yeates et al. (1993) et assigné à l'une des cinq classes *c-p* définies par Bongers (1990), décrivant le continuum colonisation-persistence des stratégies d'histoire de vie (*c-p1*) étant les plus colonisateurs, *c-p5* étant les plus persistants). Ces deux paramètres permettent de construire les guildes fonctionnelles proposées par Bongers et Bongers (1998). Par exemple, la guilda Ca2 est composée des nématodes carnivores de la classe *c-p2*. Les taxa identifiés ainsi que les guildes fonctionnelles auxquelles elles ont été associées sont présentées dans le Tableau 1.



<b>Taxon</b>	<b>groupe trophique</b>	<b>valeur c-p</b>
<i>Meloidogyne</i> spp.	parasite du bananier	3
<i>Rotylenchulus reniformis</i>	parasite du bananier	3
<i>Pratylenchus coffeae</i>	parasite du bananier	3
<i>Hoplolaimus seinhorsti</i>	parasite du bananier	3
<i>Helicotylenchus multicinctus</i>	parasite du bananier	3
<i>Radopholus similis</i>	parasite du bananier	3
Anguinidae	Phytoparasites	2
Tylenchidae	Phytoparasites	2
<i>Aprentylenchoides</i> spp.	Phytoparasites	3
Pratylenchidae	Phytoparasites	3
Criconeematidae	Phytoparasites	3
Aphelenchidae	Fongivore	2
Aphelenchoididae	Fongivore	2
<i>Ditylenchus</i> spp.	Fongivore	2
Tylencholaimidea	Fongivore	4
Diplogasteridae	Bacterivore	1
Diploscapteridae	Bacterivore	1
Monhysteridae	Bacterivore	1
Panagrolaimidae	Bacterivore	1
Rhabditidae	Bacterivore	1
Cephalobidae	Bacterivore	2
Plectidae	Bacterivore	2
Prismatolaimidae	Bacterivore	3
Teratocephalidae	Bacterivore	3
Onchulidae	Bacterivore	3
Diplopeltidae	Bacterivore	3
Alaimidae	Bacterivore	4
Qudsianematidae	Omnivore	4
Dorylaimidae	Omnivore	4
Nordiidae	Omnivore	4
<i>Seinura</i> spp.	Carnivore	2
Anatonchidae	Carnivore	4
Mononchidae	Carnivore	4
Aporcelaimidae	Carnivore	5
Discolaimidae	Carnivore	5
Actinolaimidae	Carnivore	5

**Tableau 1** Taxa identifiés, associés à un groupe trophique et à une valeur c-p

Enfin, l'établissement de guildes fonctionnelles a permis de construire cinq indices d'état du réseau trophique. Trois indices proposés par Ferris et al. (2001), représentent la structure du réseau trophique : l'indice «basal » (Basal Index, BI), l'indice d'enrichissement (Enrichment Index, EI) et l'indice de structure (Structure Index, SI). Ces indices sont calculés d'après les formules suivantes :

$$BI=100 \times b/(b+e+s) ;$$

$$EI=100 \times e/(e+b) ;$$

$$SI=100 \times s/(s+b),$$

où  $e$  est l'abondance pondérée des individus dans les guildes Ba1 et Fu2,  $b$  est l'abondance pondérée des individus dans les guildes Ba2 et Fu2, et  $s$  est l'abondance pondérée des individus appartenant aux guildes Ba3, Ba4, Ba5, aux omnivores et aux carnivores. BI révèle le poids des individus formant la base du réseau trophique dans l'ensemble de la communauté. Une forte valeur de BI indique un réseau trophique perturbé et amoindri. EI est uniquement calculé à partir des effectifs de nématodes appartenant aux niveaux trophiques les plus bas du réseau tellurique. Cet indice fournit une information sur l'enrichissement primaire du réseau. Un EI élevé indique une décomposition rapide de la matière organique. Enfin, SI est basé sur l'importance relative des nématodes appartenant aux niveaux trophiques supérieurs et ayant de fortes valeurs  $c-p$ . Cet indice révèle la longueur et le degré de connectivité du réseau trophique tellurique.

Pour estimer le degré de maturité de la nématofaune on peut étudier deux indices. L'indice de maturité (Maturity Index, MI) est calculé d'après Bongers (1990) :  $MI= \sum (v_i \times f_i)$ , où  $v_i$  est la valeur  $c-p$  de la  $i^{\text{ème}}$  famille,  $f_i$  est la fréquence de la  $i^{\text{ème}}$  famille dans l'échantillon. Le Channel Index (CI), l'indice de voie de décomposition, indique les voies de décomposition préférentiellement utilisées (bactériennes/fongiques) (Ferris et al., 2001). Un fort CI indique une décomposition lente dominée par les champignons. CI est calculé avec la formule suivante :  $CI=100 \times 0.8Fu2 / (3.2Ba1+0.8Fu2)$ , où Fu2 est l'abondance des fongivores  $c-p2$ , et Ba1 est l'abondance des bactérivores  $c-p1$ .

### ***3.2.5. Variables descriptives de la structure du sol et de la matière organique***

La densité apparente, les indices de vide (Iv), d'air (Ia) et d'eau (Ie) ont été déterminés à partir d'un prélèvement de sol avec un cylindre de  $100\text{cm}^3$ . Les échantillons de sol ont été séchés à  $105^\circ\text{C}$  pendant 48 heures. Les indices de vide, d'air et d'eau ont été calculés comme le volume de vide, d'air et d'eau, respectivement, rapportés au volume de solide (Arshad et al., 1996).

Pour l'analyse granulométrique du sol, les échantillons de sol ont d'abord été tamisés puis séchés à 25°C pendant 7 jours. La méthode repose sur le fractionnement après immersion dans de l'eau distillée. Après 10 mn d'immersion, les matières organiques légères libres sont récupérées et séchées à 25°C pendant 7 jours. Le sol a ensuite été tamisé successivement à 2mm, 200µm et enfin à 50µm. Tous les refus au tamis ont été séchés à 25°C pendant 7 jours. Les matières organiques flottantes restantes ont été récupérées à chaque étape du tamisage. La fraction inférieure à 50µm a décanté 24h avant d'être récupérée puis séchée à 25°C pendant 7 jours.

Enfin, le carbone et l'azote total ont été déterminés par combustion sèche (AFNOR, 2000).

### **3.2.6. Analyses statistiques**

#### *3.2.6.1. Statistiques inférentielles*

Les données nématologiques ont été  $\log(x+1)$ -transformées avant les analyses statistiques. Les deux prélèvements réalisés ont été moyennés pour caractériser la classe spatiale « profondeur 10cm/distance au pied 0cm ». Les régressions linéaires, les ANOVA à 2 facteurs (distance au pied et profondeur) et les comparaisons 2 à 2 des moyennes de Tukey (P valeur seuil 5%) ont été réalisées au moyen du logiciel XL STAT (version 2009 6 02, Addinsoft). La comparaison des droites de régression a été réalisée par ANCOVA la variable qualitative étant l'ordonnée à l'origine et l'interaction étant la pente (Venables et Ripley, 2002).

#### *3.2.6.2. Analyses en composantes principales*

Des analyses en composantes principales (ACP) ont été réalisées sur les données nématologiques dans le sol et les racines et sur les données pédologiques au moyen du logiciel ADE-4 (Thioulouse et al., 1997). Préalablement aux ACP-nématodes, les densités de nématodes dans le sol ont été  $\log(x+1)$ -transformées. La significativité des représentations graphiques des ACP et des classes sont testées par des tests de 10 000 permutations aléatoires (Monte-Carlo) qui calculent, pour chaque répartition aléatoire des individus dans les groupes, l'inertie interclasse totale. Quand les tests sont significatifs, des ACP interclasses peuvent être réalisées (Culhane et al., 2002), en prenant en compte l'échantillon "moyen" de chaque classe qui sont projetés sur le plan factoriel, ce qui améliore nettement la lecture des graphiques.

### 3.2.6.3. Analyses de co-inertie

Des analyses de co-inertie entre deux ACP ont été réalisées au moyen du logiciel ADE-4 (Thioulouse et al., 1997), afin d'analyser la structure commune des ACP sur les variables nématologiques et mésologiques. C'est une méthode multivariée qui caractérise une mesure globale de la co-structure des sites dans les hyper-espaces spécifiques et environnementaux (Dray et al., 2003). L'analyse de co-inertie permet ainsi de dégager les principaux facteurs explicatifs de la répartition spatiale de la nématofaune du sol à l'échelle du profil cultural (Dolédec et Chessel, 2006). On obtient une carte des taxons et une carte des variables liées entre elles. On reconnaît que ces cartes donnent des informations sur la structure de chaque tableau et le lien qui les unit (Thioulouse et al., 1997). Un test de 10 000 permutations aléatoires (Monte-Carlo) a été appliqué pour tester la significativité de la co-inertie observée entre deux ACP (Thioulouse et al., 1997). La significativité des analyses de co-inertie est testée au seuil de 10%.

## 3.3. Résultats

### 3.3.1. Caractéristiques structurales et spatiales des profils

#### 3.3.1.1. Description morphologique des profils

Dans les six profils examinés, la partition du profil a révélé l'existence de trois horizons. Le premier horizon Ap1 (de 0 à environ 30 cm de profondeur) présentait une structure très fragmentaire avec beaucoup de terre fine et peu de mottes de petit calibre. Très poreux, cet horizon résulte de l'action énergique de la machine à bêcher sur le sol. En dessous de ce premier horizon, localisé entre les profondeurs 30 et 50 cm, on observe une couche plus compacte, l'horizon Ap2, où domine une structure continue à état interne  $\Delta$  (Gautronneau et Manichon, 1987). Cet état interne ne présente pas de porosité visible à l'œil. Contraignante pour la croissance et le fonctionnement des racines, cette structure résulte des tassements exercés par les outils et les engins agricoles utilisés lors de la destruction des bananeraies et de la préparation des sols.

En dessous de 50 cm de profondeur, on observe un horizon pédologique B jusqu'au fond de la fosse dans les trois profils témoin. Cependant, cet horizon B est tronqué et surmonte une roche mère plus ou moins altérée, visible à partir de 50cm de profondeur (matériaux volcaniques récents) dans les trois profils du traitement compost. Malgré un tirage aléatoire des parcelles

élémentaires constituant le dispositif expérimental, la présence de la roche mère à faible profondeur n'a été observée que sur les profils effectués dans les 3 parcelles élémentaires du traitement compost. Il n'a donc pas été possible dans cet essai d'éviter une confusion d'effet entre le traitement et la nature du profil de sol. Nous en tiendrons compte dans l'analyse des résultats.

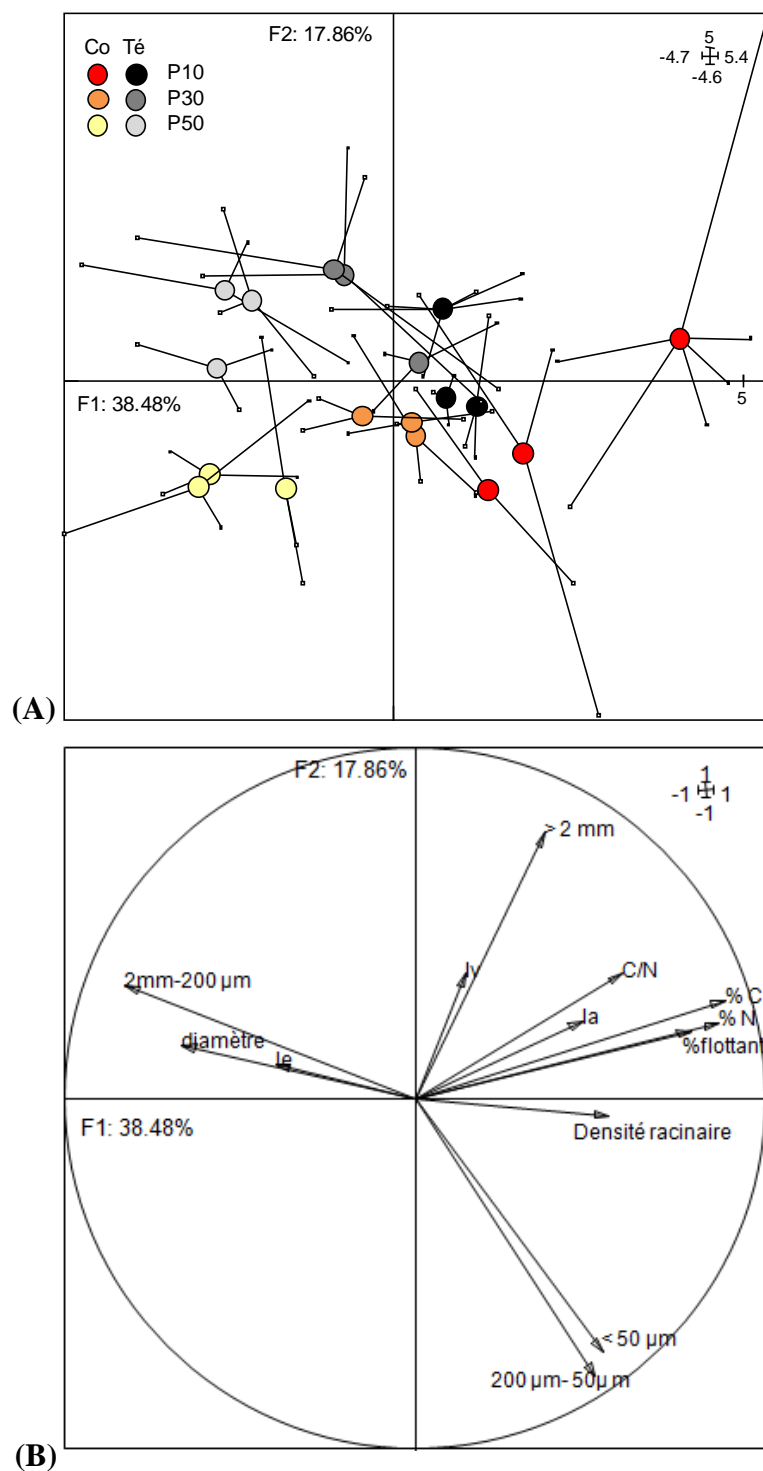
### 3.3.1.2. Analyse des profils

L'ACP inter-classes réalisée sur les données du milieu des échantillons indique que les deux premiers facteurs de l'ACP représentent 56.34 % de la variance totale des données. Les tests de permutation révèlent un effet important de la profondeur sur les variables du milieu ( $p < 0.0001$ ), ainsi que du traitement ( $p < 0.001$ ). En revanche, la distance au pied n'a pas d'effet significatif sur les variables du milieu.

L'analyse de la carte factorielle des points (Figure 2 A) montre que :

- l'axe 1 (38.48%) différencie l'horizon de surface de celui situé plus en profondeur ;
- le deuxième axe oppose le traitement compost au témoin : les prélèvements réalisés dans le traitement compost se trouvent dans la partie négative de l'axe 2 (17.86%) tandis que ceux du témoin sont positionnés dans la partie positive de cet axe.

L'étude de la carte factorielle des variables (Figure 2 B) indique que la couche de sol en surface est caractérisée par une quantité plus importante de matières organiques et un rapport C/N du sol plus élevé, et par de nombreuses racines. La répartition de la taille des agrégats dans cet horizon est plutôt dans les extrêmes, les agrégats étant soit de grande taille, soit de petite taille. A l'opposé, l'horizon le plus en profondeur est caractérisé par la présence de racines de plus gros calibre et une agrégation dominée par les éléments de taille moyenne (200µm-2mm). D'une manière générale, le sol du traitement compost présente des agrégats plus petits et plus pauvres en matière organique que dans le sol témoin, ainsi qu'une porosité plus faible.

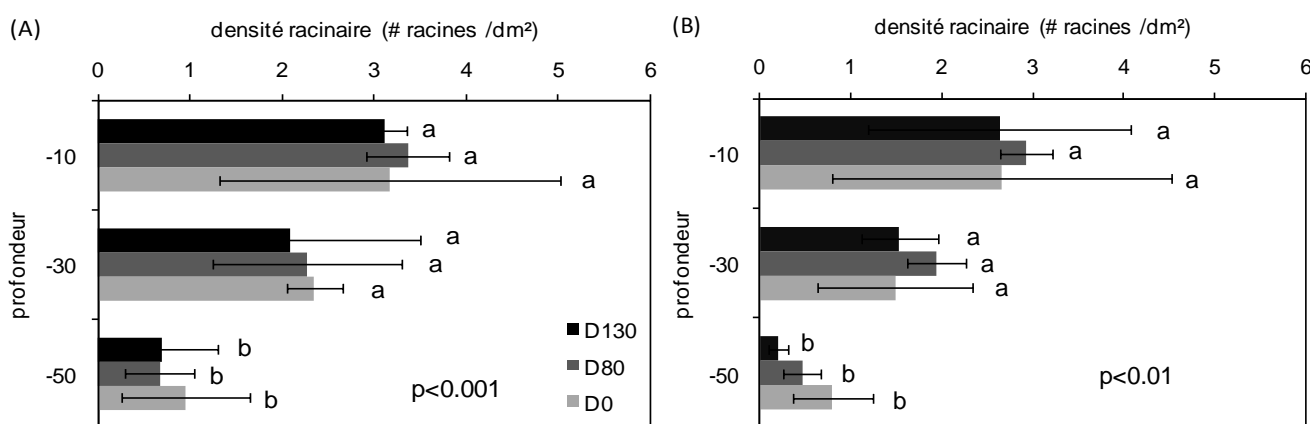


**Figure 2** Influence de la localisation et du traitement sur les variables du milieu. A : carte factorielle des points ; B : carte factorielle des variables, générées par une ACP. Co : compost, Té : témoin ; P10 cm, P30 cm et P50 cm : Profondeurs à 10, 30 et 50cm respectivement. Ia, Ie, Iv, indices d'air, d'eau et de vide respectivement ; diamètre, diamètre des racines ; %C, %Net %flottant, teneurs en C, en N et en matières organiques libres du sol respectivement ; C/N, rapport C/N du sol ; >2mm, 2mm-200µm, 200-50µm et <50µm, classes de diamètre des agrégats.

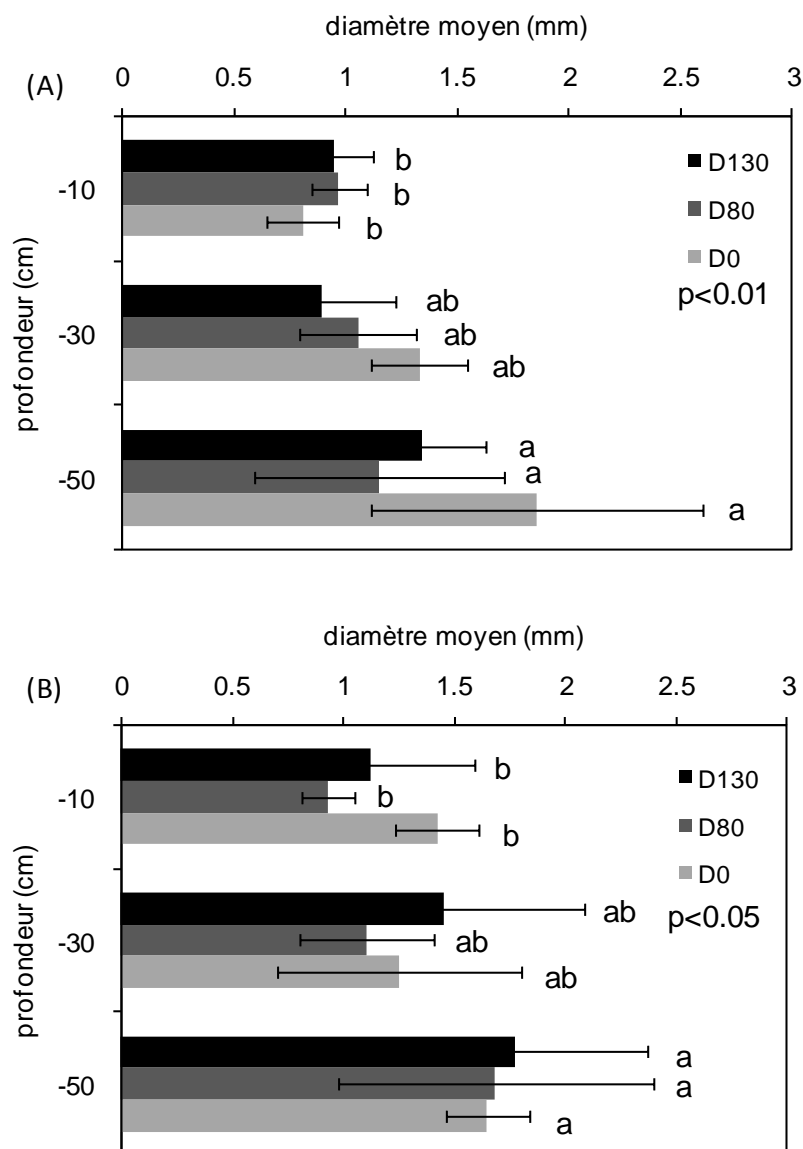
### 3.3.1.3. Densité et diamètre des racines

Dans le témoin comme pour le traitement, la répartition verticale des racines est hétérogène, mais pas la répartition latérale. La densité de racines est plus importante dans les couches -10 et -30 cm que dans la couche la plus profonde (Figure 3). L'interaction entre les facteurs profondeur et distance au bananier n'est pas significative dans les deux traitements.

Dans le témoin comme pour le traitement, le diamètre moyen des racines est plus important en profondeur (-50 cm) qu'en surface (-10 cm) ( $p < 0.01$  et  $p < 0.05$  respectivement pour le traitement compost et pour le témoin) (Figure 4). Comme pour la densité, la distance au pied n'a pas d'effet significatif sur la taille des racines ( $p = 0.16$  pour le traitement compost et  $p = 0.52$  pour le témoin). Même chose pour l'interaction entre la distance au pied et la profondeur ( $p = 0.18$  et  $p = 0.72$  pour le compost et le témoin respectivement).



**Figure 3** Densité de racines (racines/dm<sup>2</sup>) dans le profil cultural pour (A) le compost et (B) le témoin, en fonction de la profondeur et de la distance au pied (D130, D80 et D0). Les moyennes dont les lettres ne sont pas différentes ne sont pas significativement différentes (tests ANOVA à 2 facteurs avec interaction, comparaisons de moyennes pour le facteur profondeur).



**Figure 4** Diamètre des racines (mm) pour (A) le compost et (B) le témoin, en fonction de la profondeur et de la distance au pied (D130, D80 et D0). Les moyennes dont les lettres ne sont pas différentes ne sont pas significativement différentes (tests ANOVA à 2 facteurs avec interaction, comparaisons de moyennes pour le facteur profondeur).

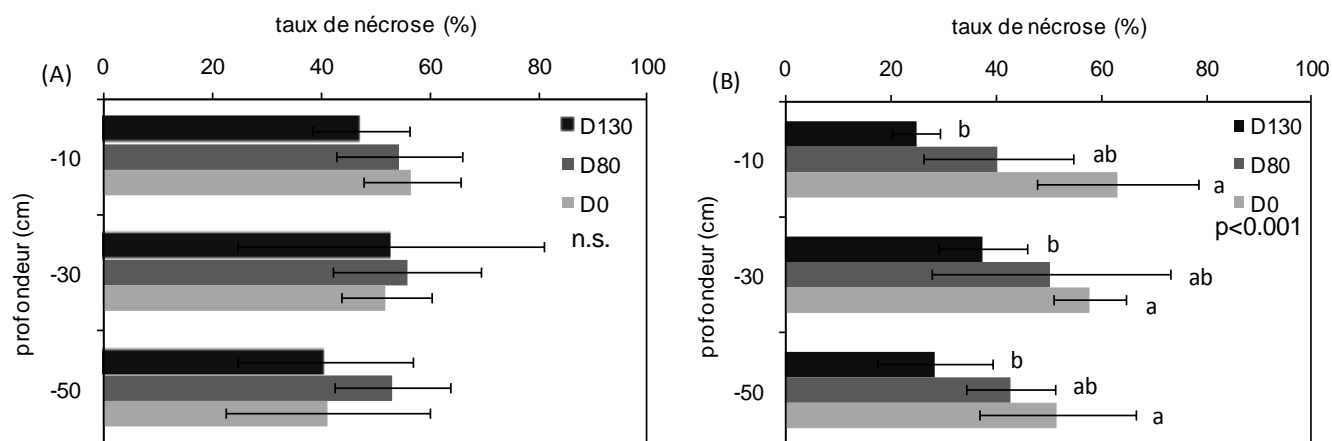
Ces résultats confirment ceux de l'ACP pour la variable densité de racines. Celles-ci sont bien plus nombreuses en surface et sont plus grosses en profondeur. Le premier résultat est conforme à ce que l'on trouve chez de nombreuses plantes. Le second est plus spécifique au bananier (en général, chez les autres plantes cultivées, le diamètre des racines décroît avec la profondeur).



### 3.3.2. Nématodes phytoparasites et nécroses

#### 3.3.2.1. Variabilité spatiale du taux de nécrose et de la densité des nématodes phytoparasites dans les racines

Le taux de nécrose des racines ne varie pas significativement en fonction de la profondeur ( $p=0.38$ ), de la distance au pied ( $p=0.55$ ) et de l'interaction entre ces deux facteurs ( $p=0.88$ ) (Figure 5). Dans le cas du témoin, les racines sont significativement plus nécrosées sous le pied du bananier qu'à 130cm ( $p<0.001$ ), quelle que soit la profondeur. Les effets de la profondeur et de l'interaction ne sont pas significatifs ( $p=0.46$  et  $p=0.66$  respectivement).



**Figure 5** Taux de nécrose des racines (%) pour (A) le compost et (B) le témoin, en fonction de la profondeur et de la distance au pied (D130, D80 et D0). Les moyennes dont les lettres ne sont pas différentes ne sont pas significativement différentes (tests ANOVA à 2 facteurs avec interaction, comparaisons de moyennes pour le facteur distance au pied).

Parmi les six taxons de nématodes présents dans les racines, seule la densité de l'espèce *R. similis* varie, dans le témoin, avec la distance au pied du bananier (Tableau 2) : la densité de population est plus importante sous le pied du bananier qu'à 80 et 130 cm de distance (Tableau 3). On peut également noter que les représentants de l'espèce *Meloidogyne* spp. sont absents des racines du bananier dans le traitement compost.

	Compost			Témoin		
	P	D	P*D	P	D	P*D
<i>ddl</i>	2	2	4	2	2	4
<i>Meloidogyne</i> spp.	-	-	-	0.478	0.360	0.983
<i>R. reniformis</i>	0.755	0.449	0.357	0.639	0.977	0.130
<i>P. coffeae</i>	0.069	0.915	0.843	0.392	0.915	0.892
<i>H. seinhorsti</i>	0.535	0.733	0.992	0.401	0.756	0.643
<i>H. multicinctus</i>	0.912	0.433	0.644	0.219	0.402	0.130
<i>R. similis</i>	0.777	0.344	0.916	0.826	<b>0.002</b>	0.694

**Tableau 2 Valeurs de probabilité des ANOVA (2 facteurs avec interactions) sur les densités de nématodes phytoparasites dans les racines de bananier pour le traitement compost et le témoin, en fonction de la profondeur (P), de la distance au pied (D) et de l'interaction entre ces deux facteurs.**

distance au pied profondeur (cm) (cm)			<i>Meloidogyne</i> spp. <i>R. reniformis</i> <i>P. coffeae</i> <i>H. seinhorsti</i> <i>H. multicinctus</i> <i>R. similis</i>											
Compost	130	-10	-	-	2257	(501)	15927	(18552)	1222	(1434)	11474	(10441)	18210	(16153)
	130	-30	-	-	2868	(3793)	3156	(5467)	408	(429)	19917	(31990)	16356	(14740)
	130	-50	-	-	888	(777)	67	(117)	1538	(1584)	7190	(9077)	75783	(72691)
	80	-10	-	-	907	(863)	1139	(1030)	1584	(1575)	5843	(6337)	76446	(121215)
	80	-30	-	-	1779	(2970)	4519	(4084)	1691	(2929)	39515	(32244)	102151	(135441)
	80	-50	-	-	1492	(510)	430	(745)	12875	(20789)	11591	(13891)	34180	(24050)
	0	-10	-	-	2584	(2333)	2185	(2189)	532	(587)	23439	(35186)	34988	(35815)
	0	-30	-	-	763	(904)	1507	(2207)	144	(250)	12162	(8845)	57665	(71651)
	0	-50	-	-	2007	(1981)	0	(0)	963	(1205)	20018	(25414)	29721	(29208)
Témoïn	130	-10	51	(88)	1628	(2587)	102	(176)	279	(484)	8308	(12052)	302	(211)
	130	-30	0	(0)	4387	(6493)	408	(353)	2080	(3603)	22502	(32413)	635	(596)
	130	-50	0	(0)	3834	(5583)	0	(0)	0	(0)	18940	(1950)	13888	(21905)
	80	-10	81	(140)	1892	(661)	2620	(4539)	0	(0)	6137	(9402)	16472	(24559)
	80	-30	0	(0)	4449	(4786)	600	(1040)	30	(52)	5290	(3989)	1306	(2263)
	80	-50	0	(0)	438	(758)	0	(0)	245	(425)	33873	(46517)	11062	(19159)
	0	-10	1215	(2814)	454	(542)	1192	(1997)	0	(0)	15771	(14291)	60411	(110465)
	0	-30	119	(206)	1049	(1250)	925	(1602)	405	(702)	74192	(68548)	69342	(29135)
	0	-50	148	(257)	3036	(954)	281	(487)	0	(0)	4114	(5226)	125099	(113366)

**Tableau 3 Densités des nématodes phytoparasites dans les racines de bananier (individus/100g racines) pour le traitement compost et le témoin, en fonction de la profondeur et de la distance au pied. Les écart-types sont indiqués entre parenthèses.**

L'ACP inter-classes réalisée sur les densités de nématodes phytoparasites dans les racines de bananier et sur le taux de nécrose des racines indique que le plan factoriel croisant F1 et F2 représente 46.18% de la variance totale du jeu de données (Figure 6). Les tests de permutation indiquent que les effets de la distance au pied et du traitement sont significatifs sur le résultat de l'ACP ( $p=0.017$  et  $p=0.0005$  respectivement).

La carte factorielle des points (Figure 6 A) montre que :

- l'axe 1 (28.92%), oppose les prélèvements sous le pied du bananier à ceux prélevés plus loin (sauf deux points).
- l'axe 2 (17.26%) oppose le traitement compost au témoin.

L'analyse de la carte factorielle des variables (Figure 6 B) indique que les racines de bananier dans le traitement compost sont plus parasitées (par *R. similis*, *P. coffeae* et *H. multicinctus*) et plus nécrosées que celles présentes dans le sol témoin.

L'axe 2 a principalement séparé *Meloidogyne* spp. de *H. seinhorsti*. Cet axe semble être aussi un « facteur taille » puisque toutes les variables, à l'exception de *Meloidogyne* spp. qui est un taxon rare, sont positivement corrélées à cet axe. Cela signifie que si l'une des variables prend une valeur forte, alors toutes les autres variables prennent également des valeurs fortes. Cet axe signifie donc que les racines présentes dans le traitement compost sont d'une manière générale plus parasitée que celles du témoin.

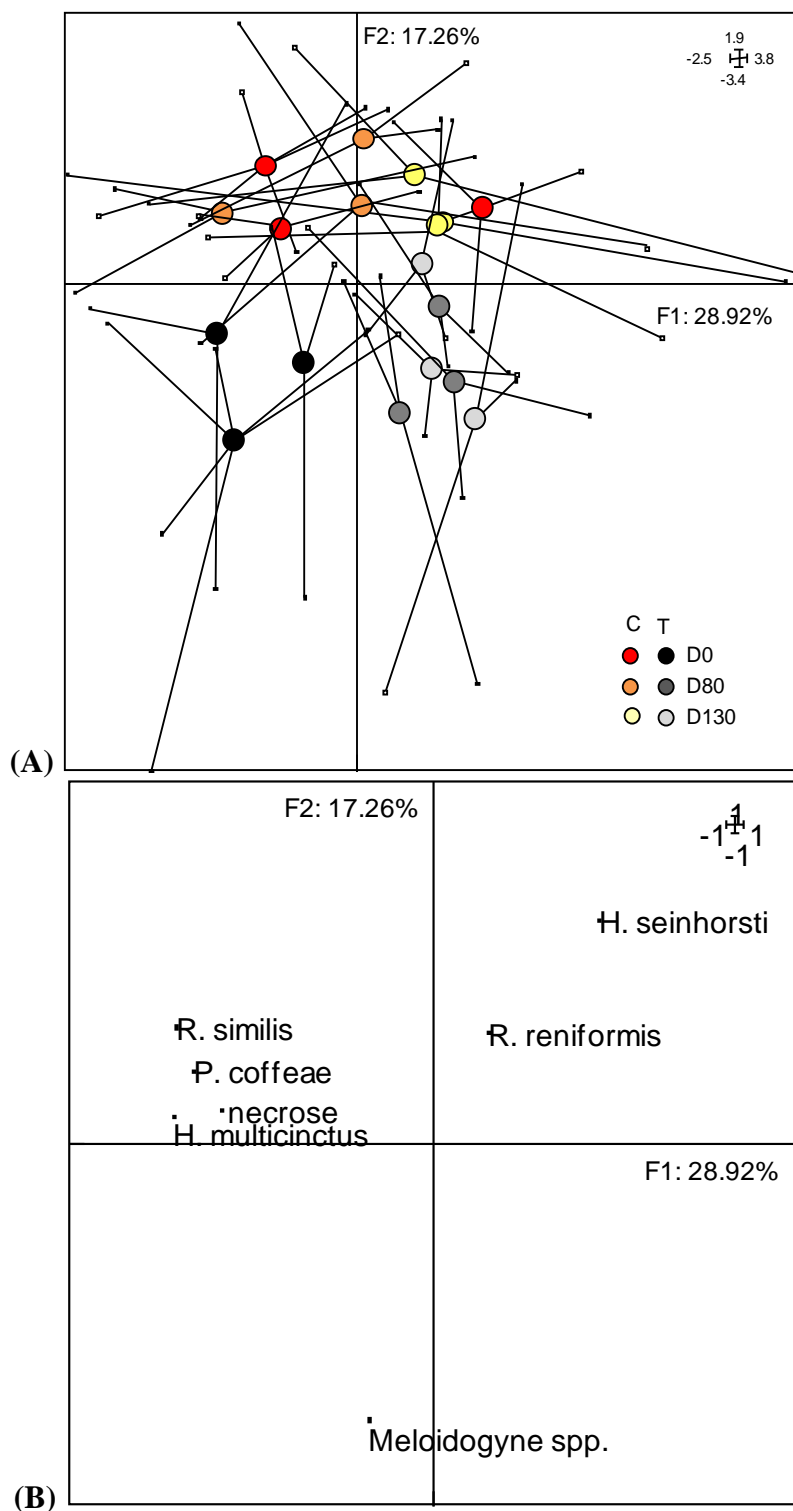
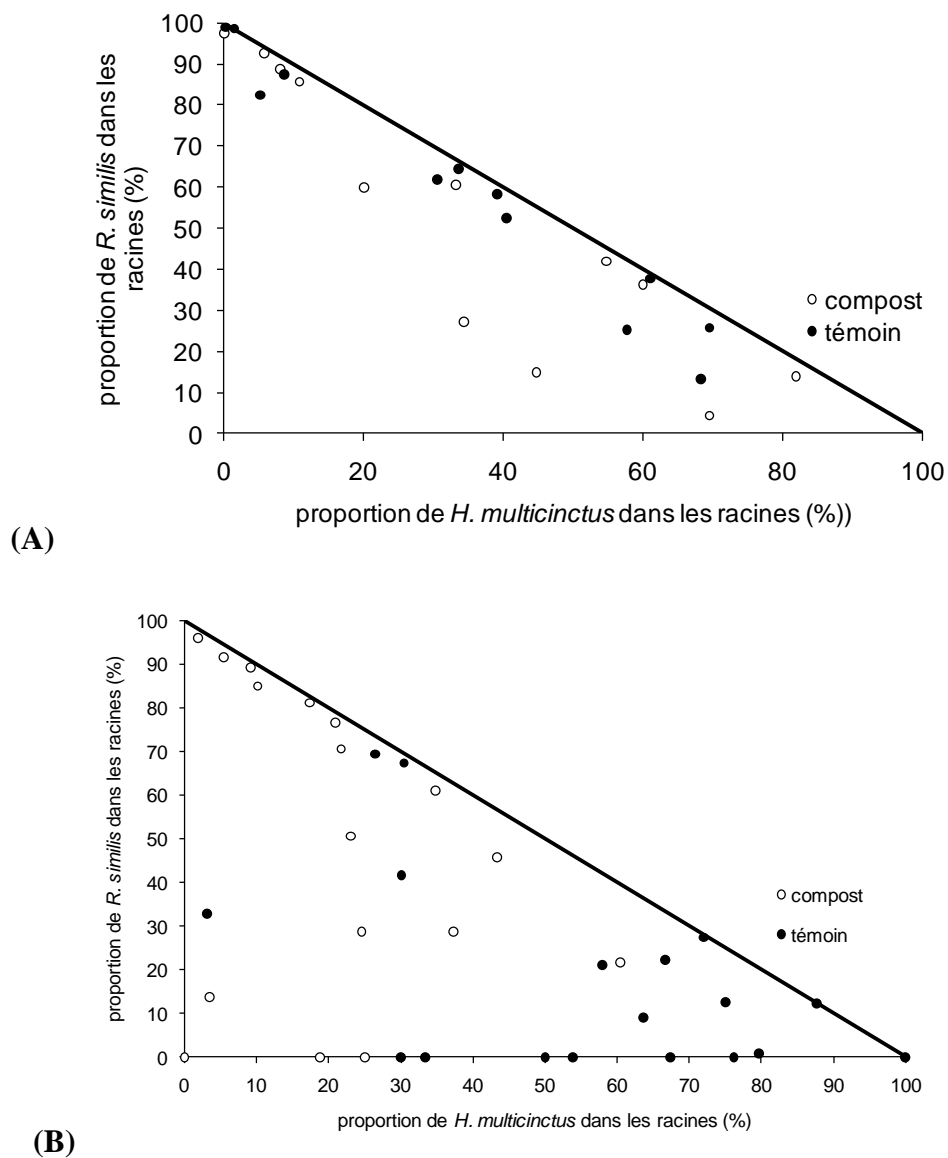


Figure 6 Influence de la localisation et du traitement sur la densité des nématodes phytoparasites dans les racines du bananier. A : carte factorielle des points ; B : carte factorielle des variables générés par une ACP. Co : compost, Té : témoin. Distance au pied : D0, sous le pied du bananier ; D80, à 80cm de l'axe du pied ; D130, à 130cm de l'axe du pied du bananier.

### 3.3.2.2. Structure des populations de nématodes phytoparasites dans les racines

La représentation d'une espèce donnée dans sa communauté est mesurée par la proportion de cette espèce au sein de sa communauté. Dans le cas présent, la relation entre les proportions des espèces permet donc d'estimer comment se structurent ces espèces au sein d'une communauté. La relation entre les proportions de *R. similis* et *H. multicinctus* dans les racines varie avec le traitement et avec la profondeur (Figure 7). De fortes relations entre ces deux espèces ont lieu dans les racines présentes sous le pied du bananier pour le compost ( $r^2=0.82$ ,  $p<0.0001$ ) et le témoin ( $r^2=0.96$ ,  $p<0.0001$ ). Les deux droites de régression ne sont pas différentes entre elles. A l'opposé, en s'éloignant du pied, la relation entre ces deux espèces devient plus faible dans le témoin ( $r^2=0.26$ ,  $p=0.03$ ), alors qu'elle n'est plus significative dans le compost. Les racines présentes dans le rang sont plutôt parasitées par *R. similis* dans le traitement compost.



**Figure 7** Relations entre les proportions de *R. similis* et *H. multicinctus* (A) sous le pied du bananier (distance 0) et (B) dans le rang (distance 80+130), pour le témoin et le compost.

### 3.3.3. Variabilité spatiale des communautés de nématodes dans le sol

#### 3.3.3.1. Structure taxonomique des nématodes phytoparasites dans le sol

Le plan factoriel de l'ACP inter-classes représente 34.91% de la variance totale du jeu de données (Figure 8). Les tests de permutation montrent que les trois facteurs ont eu une influence significative sur la structure taxonomique des nématodes phytoparasites dans le sol révélée par l'ACP; avec  $p < 0.0001$  pour la profondeur,  $p = 0.008$  pour la distance au pied et  $p = 0.0002$  pour le traitement.

L'analyse du plan factoriel des variables montre que l'axe 1 (20.01%) est en fait un « facteur taille » car toutes les variables sauf une (Cricematidae) sont corrélées positivement à cet axe (Figure 8 B), *R. similis*, *P. coffeae* et *H. multicinctus* étant les espèces les plus fortement corrélées à cet axe. On peut lire sur le plan factoriel des points (Figure 8 A) que les échantillons de sol issus du traitement compost dans les deux premiers horizons situés à 0 et 80cm de l'axe du pied ont des comportements semblables caractérisés par des valeurs fortes pour les variables (toutes sauf Cricematidae), alors que les échantillons provenant du compost à la profondeur P50 et les échantillons prélevés dans le sol témoin à loin de l'axe du pied (distance 80 et 130) ont au contraire des valeurs faibles pour ces variables. Le sol prélevé dans le traitement compost dans les deux premiers horizons situés à 0 et 80cm de l'axe du pied est donc caractérisé par de plus fortes occurrences de nématodes phytoparasites.

L'axe 2 (14.90%) oppose les horizons profonds (30 et 50 cm) à l'horizon de surface. Ce dernier est caractérisé par la présence de Tylenchidae et de Cricematidae, alors que dans les deux horizons les plus profonds, *R. reniformis* et *Meloidogyne* spp. sont les plus abondantes.



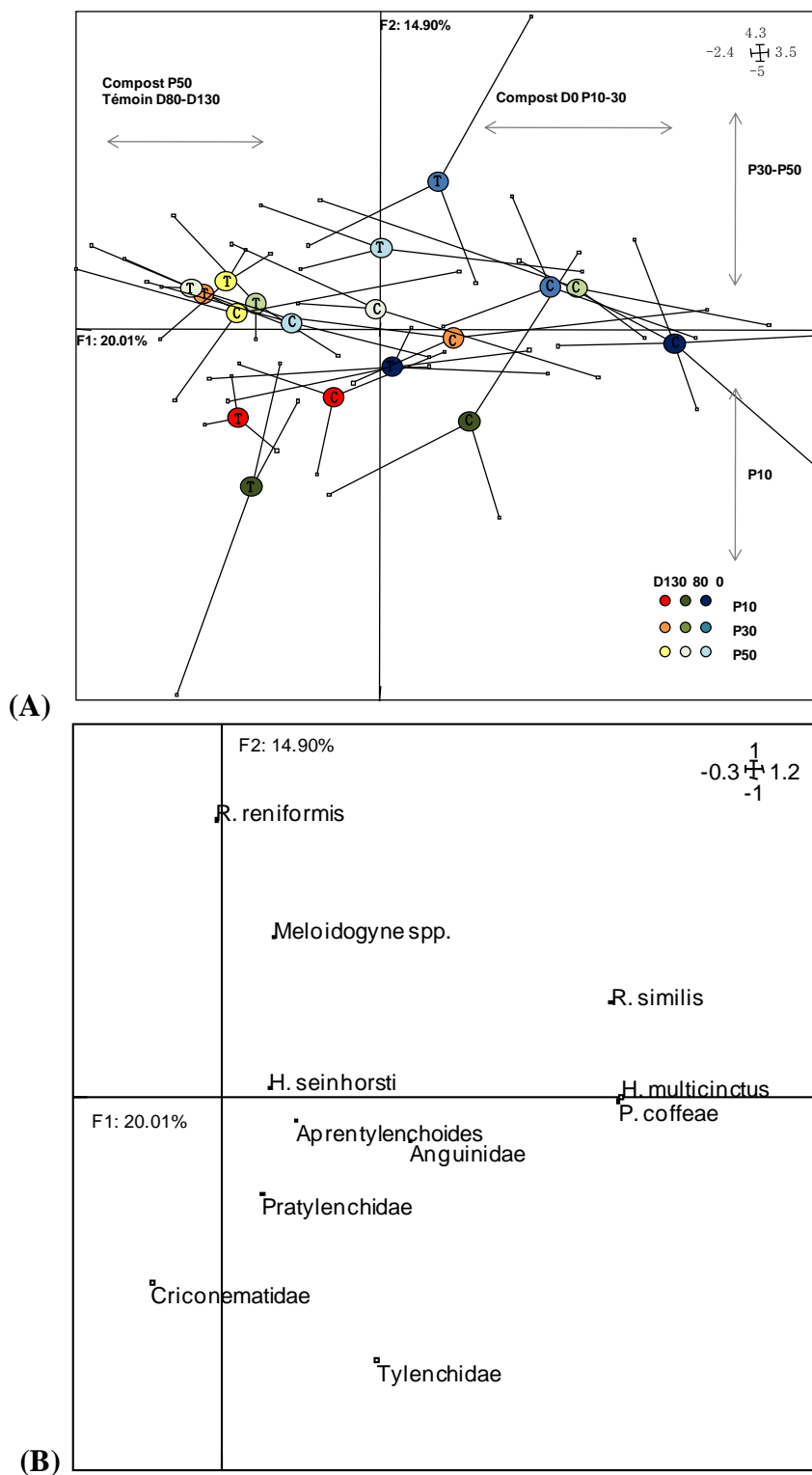


Figure 8 Influence de la localisation et du traitement sur la structure taxonomique des nématodes phytoparasites présents dans le sol. A : carte factorielle des points ; B : carte factorielle des variables, générées par une ACP. P10 cm, P30 cm et P50 cm : Profondeurs à 10, 30 et 50cm respectivement, 0 : prélèvement sous le pied, 1 : à 80cm, 2 : à 130cm ; C : compost, T : témoin.

### 3.3.3.2. Structure taxonomique des nématodes « libres » dans le sol

Le plan factoriel de l'ACP inter-classes représente 24.13% de la variance totale du jeu de données (Figure 9). Les tests de permutation montrent que la profondeur et le traitement ont une influence significative sur la structure taxonomique des nématodes « libres » du sol. La distance au pied n'explique pas la structure observée de l'ACP ( $p=0.12$ ).

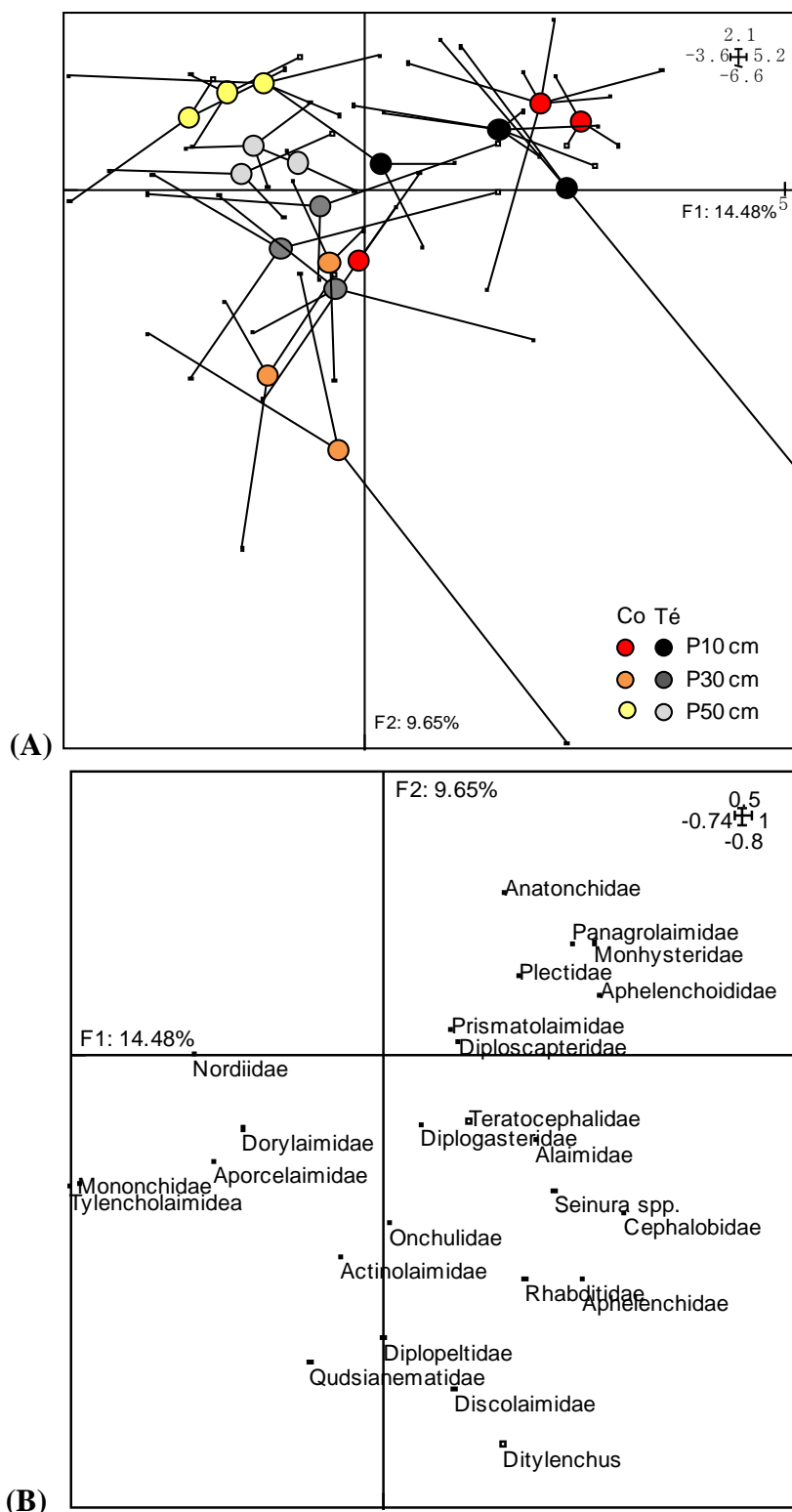
L'examen du plan factoriel des points (Figure 9 A) montre que l'horizon superficiel (P10) s'oppose à l'horizon le plus profond (P50) sur l'axe 1 (14.48%), alors que l'axe 2 (9.65 %) oppose l'horizon intermédiaire (P30) aux deux autres.

Cette structure graphique indique que chacun des trois horizons se différencie des autres. Sur ce même graphique, on peut remarquer aussi que, quel que soit l'horizon, les points du traitement compost sont plus fortement corrélés aux axes que les points issus du témoin. Cela indique que le témoin et le compost présentent des structures taxonomiques identiques pour un horizon donné.

L'analyse de la carte factorielle des variables (Figure 9 B) indique :

- que l'horizon P10 présente d'importantes populations de Ba1, Ba2 et Fu2. Les prédateurs dans cet horizon appartiennent plutôt aux familles Discolaimidae et Anatonchidae.
- que l'horizon P50 est caractérisé par la présence d'omnivores, de carnivores et de fongivores. Ceci étant, certains taxons appartenant à ces groupes trophiques sont mal représentés dans cet horizon, tel que les Fu2, les prédateurs Discolaimidae et Anatonchidae. L'axe 1 est donc plutôt un axe opposant les groupes trophiques.
- que l'horizon P30 présente la structure taxonomique la plus diversifiée, avec la présence de toutes les guildes fonctionnelles. Comme précédemment, certains taxons appartenant à ces guildes ne sont pas bien représentés dans cet horizon.

Globalement, ces résultats montrent que les structures des communautés de nématodes libres ne sont pas les mêmes en fonction de la profondeur. Ces différences sont fortement marquées au regard des groupes trophiques, mais elles existent aussi entre les familles d'une même guildes fonctionnelle.



**Figure 9** Influence de la localisation et du traitement sur la structure taxonomique des nématodes « libres » dans le sol. A : carte factorielle des points ; B : carte factorielle des variables, générées par une ACP. Co : compost, Té : témoin ; P10 cm, P30 cm et P50 cm : Profondeurs à 10, 30 et 50cm respectivement, 0 : prélèvement sous le pied, 1 : à 80cm, 2 : à 130cm.

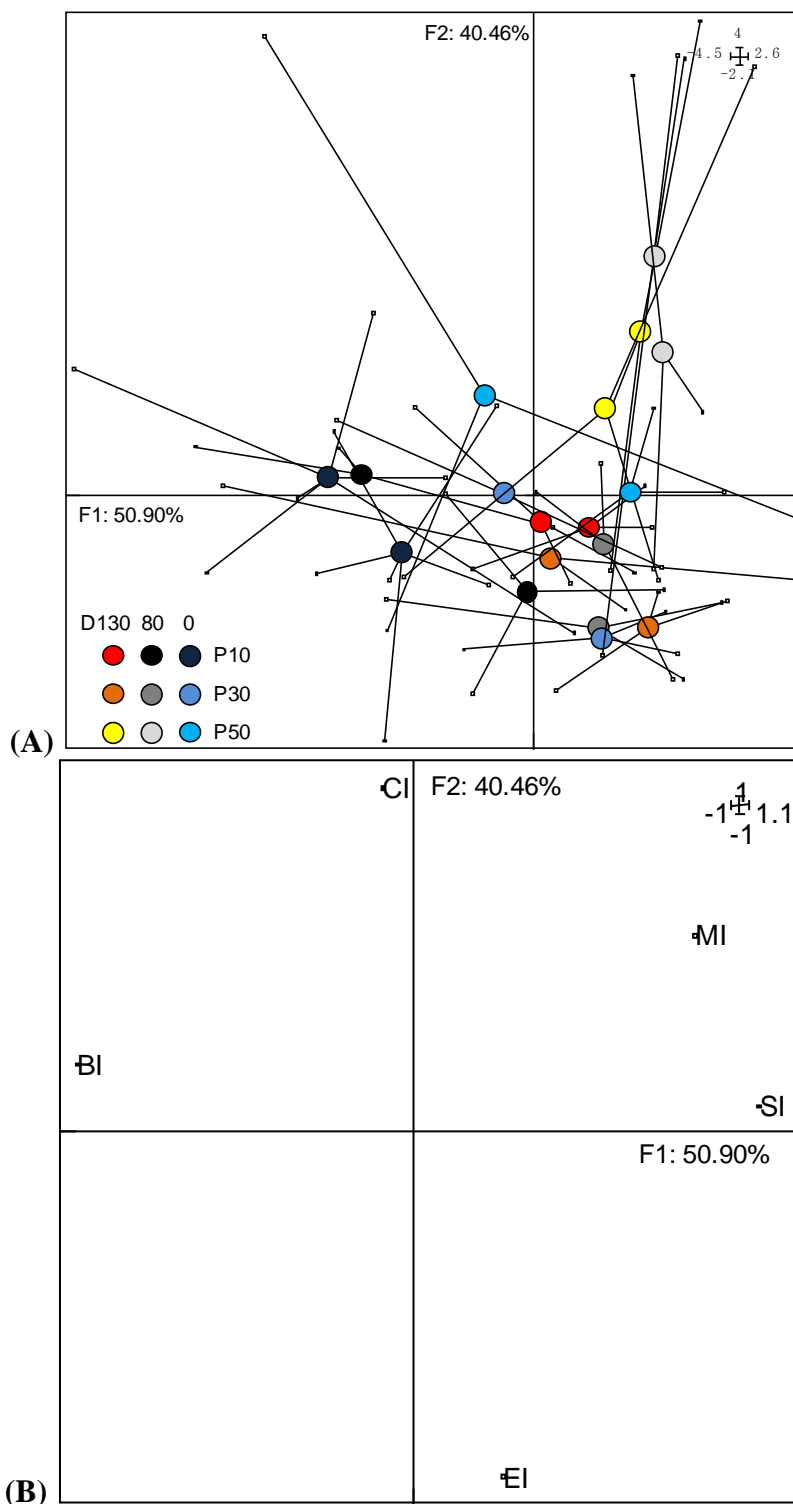
### 3.3.4. Variabilité des indices nématologiques

Les deux premiers axes factoriels de l'ACP inter-classes sur les indices nématologiques absorbent 91.36% de la variance totale (Figure 10). Les tests de permutation indiquent que la profondeur a un effet important sur la structure graphique ( $p < 0.0001$ ), alors que l'influence est faible pour la distance au pied ( $p = 0.049$ ) et non significative pour le traitement ( $p = 0.45$ ).

L'examen de la carte factorielle des points (Figure 10 A) montre que l'axe 1 (50.90%) oppose le sol prélevé directement sous le pied du bananier (*i.e.* à la profondeur 10cm et à 0cm du pied) et, dans une moindre mesure, le sol prélevé à 80cm du pied en surface au sol prélevé loin du bananier (à 130cm), quelle que soit la couche.

L'axe 2 (40.46%) oppose clairement les deux premières couches de sol (10 et 30cm) de la couche la plus profonde (50cm).

Le sol situé directement sous le pied du bananier présente une nématofaune de type basale (nématodes microbivores et ubiquistes) alors qu'en s'éloignant du pied, verticalement et latéralement, le réseau trophique des nématodes devient plus structuré, constitué d'individus dont le cycle de vie devient de plus en plus persistant et dont l'omnivorie et la prédation s'intensifient. Enfin, la couche du sol la plus profonde privilégie la voie de décomposition fongique en comparaison à une voie plutôt bactérienne dans les 30 premiers centimètres du sol, horizon dans lequel la nématofaune présente une activité dominée par les nématodes microbivores plutôt colonisateurs (de type c-p1 et c-p2).



**Figure 10** Influence de la localisation et du traitement sur les indices nématologiques. A : carte factorielle des points en fonction de la profondeur (P10, 30 et 50cm) et de la distance au pied (D130, 810 et 0cm); B : carte factorielle des variables, générées par une ACP.

### **3.3.5. Relation sol-nématodes**

#### *3.3.5.1. Analyse de co-inertie entre les nématodes phytoparasites dans les racines et les variables du milieu*

Les analyses de co-inertie réalisées entre (i) l'ACP sur la densité des nématodes dans les racines et l'ACP sur les variables du milieu et (ii) l'ACP sur les proportions des nématodes dans les racines et l'ACP sur les variables du milieu ne sont pas significatives au seuil de 10% ( $p=0.90$  et  $p=0.62$ , respectivement). Cela signifie qu'aucune relation entre les taxons de nématodes dans les racines et les attributs du sol n'a pu être montrée. Un tel résultat suggère que ces deux jeux de données varient indépendamment l'un de l'autre.

#### *3.3.5.2. Analyse de co-inertie entre les nématodes phytoparasites dans le sol et les variables du milieu*

L'analyse de co-inertie réalisée sur l'ACP sur la densité des nématodes phytoparasites dans le sol et l'ACP sur les variables du milieu n'est pas significative au seuil de 10% ( $p=0.23$ ). Comme précédemment, ces deux jeux de données varient indépendamment l'un de l'autre.

#### *3.3.5.3. Analyse de co-inertie des taxons de nématodes « libres » du sol et des variables du milieu*

Les deux premiers axes de l'analyse de co-inertie réalisée entre les ACP nématodes du sol et variables du milieu (Figure 11) absorbent 69.41% de l'inertie totale (respectivement 46.31% et 23.10% pour le premier et le second axe). Le test de Monte-Carlo (10000 permutations) valide la co-structure au niveau de probabilité  $p=0,09$ .

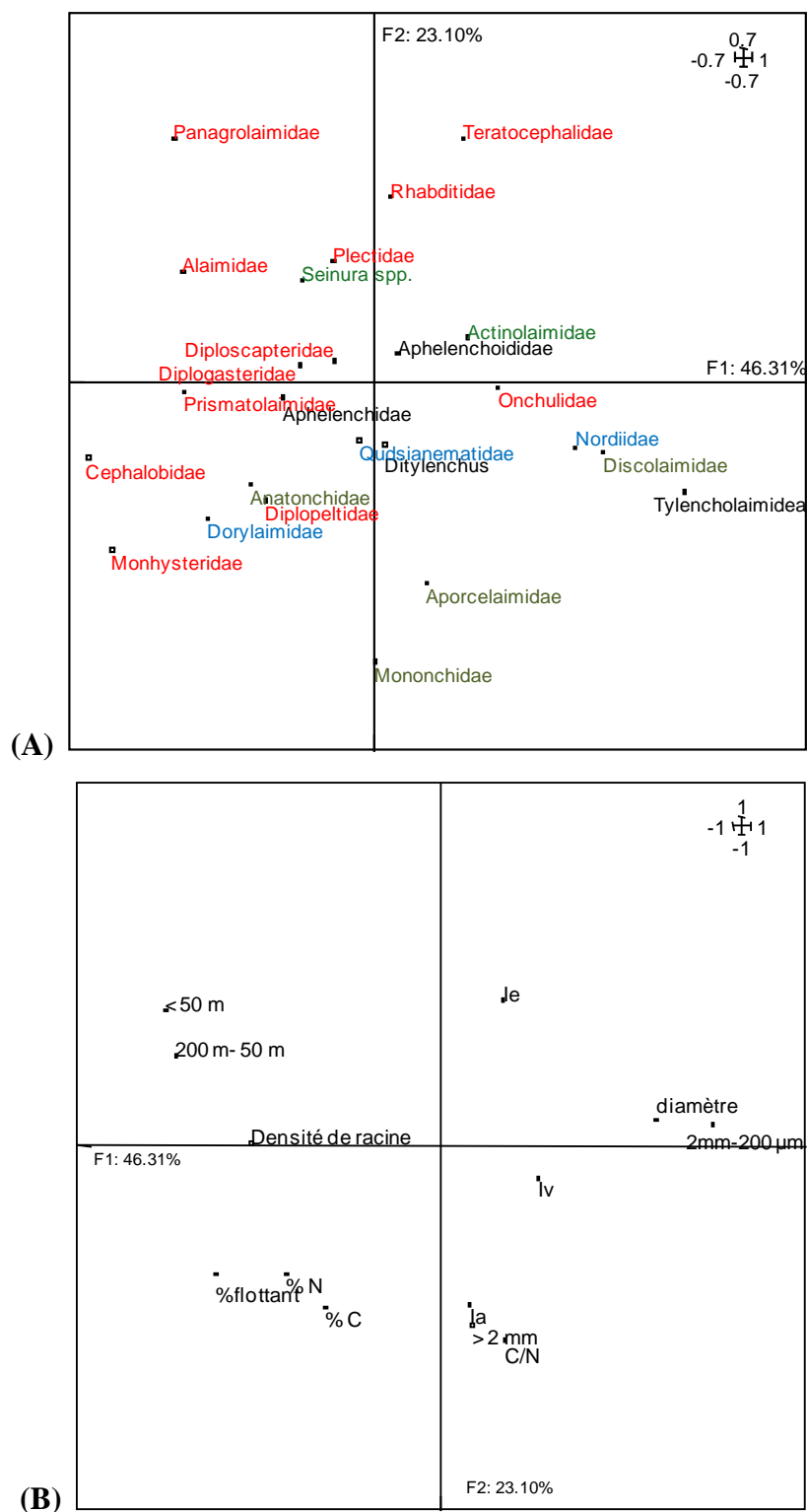


Figure 11 Co-inertie entre (A) la structure taxonomique des nématodes « libres » du sol et (B) la variables du milieu. En rouge, les bactérivores; en noir, les fongivores ; en bleu, les omnivores ; et en vert, les carnivores. Ia, Ie, Iv, indices d'air, d'eau et de vide respectivement ; diamètre, diamètre des racines ; %C, %Net %flottant, teneurs en C, en N et en matières organiques libres du sol respectivement ; C/N, rapport C/N du sol ; >2mm, 2mm-200µm, 200-50µm et <50µm, classes de diamètre des agrégats.

Les quatre types de structure du sol que suggère l'analyse de co-inertie sont représentés dans la Figure 12. Le sol du quadrant 1 est caractérisé par de petits agrégats entre lesquels la macroporosité est faible et plutôt remplie d'eau. Le sol du quadrant 2 est plutôt structuré par des agrégats de taille moyenne entre lesquels la macroporosité est plus importante, également remplie d'eau. Le sol du quadrant 3 est constitué de gros agrégats séparés par une porosité importante et aérée. Le sol du quadrant 4 est présente une agrégation déséquilibrée vers les extrêmes, la macroporosité est faible et aérée.

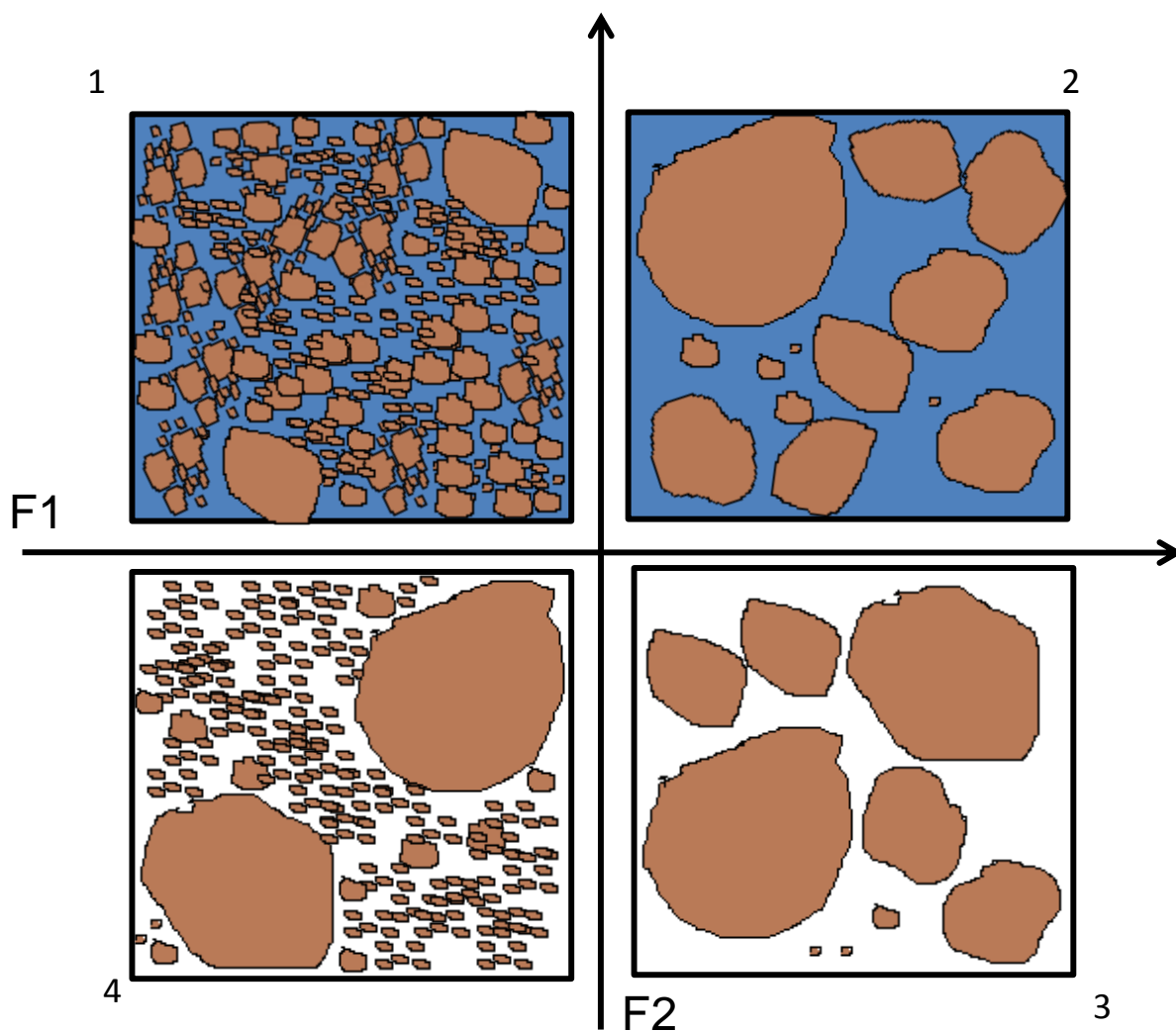


Figure 12 Représentation schématique des quatre structures du sol distinguées par l'analyse de co-inertie sur les variables du milieu. Les fonds bleu et blanc représentent respectivement la dominance de l'eau ou de l'air dans la macroporosité. Quatre tailles d'agrégats ont été distinguées : <50µm, 50-200µm, 200µm-2mm et >2mm.



L'analyse de la co-inertie sur la structure taxonomique des nématodes « libres » du sol (Figure 11 A) et sur les variables du milieu (Figure 11 B) permet d'allouer les taxons de nématodes aux types de sol présentés précédemment, ainsi qu'à la teneur en matières organiques du sol :

- Le sol qui est caractérisé par de petits agrégats entre lesquels la macroporosité est faible et plutôt remplie d'eau, et présentant de la matière organique libre, est habité préférentiellement par les bactérivores Panagrolaimidae, Alaimidae, Plectidae, Diplogasteridae et Diploscapteridae, ainsi que par le carnivore c-p2 *Seinura* spp.
- Le sol qui est structuré par des agrégats de taille moyenne entre lesquels la macroporosité est plus importante et remplie d'eau, héberge surtout les bactérivores Teratocephalidae et Rhabditidae, ainsi que le fongivore Aphelenchoididae et le carnivore Actinolaimidae.
- Le sol, à fort rapport C/N, constitué de gros agrégats séparés par une porosité importante et aérée, soutient préférentiellement les populations des carnivores appartenant aux familles Mononchidae, Aporcelaimidae et Discolaimidae, les omnivores Nordiidae, et les fongivores *Ditylenchus* spp. et Tylencholaimidea, et les bactérivores de la famille des Onchulidae.
- Le sol présentant une agrégation déséquilibrée vers les extrêmes, dont la macroporosité est faible et aérée, et ayant une teneur importante en matières organiques et un fort C/N, est associé à la présence des bactérivores Prismatolaimidae, Monhysteridae, Diplopeltidae, des fongivores appartenant à la famille des Aphelenchidae, des omnivores Qudsianematidae et Dorylaimidae et des carnivores Anatonchidae.

### 3.4. Discussion

#### 3.4.1. Effets de la variabilité de la structure du sol et de l'apport de compost sur la composition et la structure des communautés de nématodes

L'observation des caractéristiques structurales du sol dans les profils montre clairement que les deux traitements (compost et témoin) présentent des structures de sol différentes. Cette différence semble être liée à un remodelage de la parcelle, destinée à aplanir son relief de manière à faciliter la mécanisation, et est donc antérieur à la mise en place de notre essai.

Ce remodelage localisé a décapé les premiers centimètres de sol les plus riches en matière organique. Il en résulte (i) une moindre teneur en carbone dans l'horizon de surface et (ii) une distribution de taille des agrégats marquée par une proportion plus forte de petits agrégats (la matière organique est en effet un important agent d'agrégation dans ce type de sol (Kemper et Rosenau, 1996)). Cette hypothèse est corroborée par la présence de poches de roche mère à 50cm de profondeur (plus proche de la surface que dans le sol du témoin). L'apport en matière organique dans le traitement compost n'a néanmoins pas suffi à rétablir l'écart de teneur avec le témoin.

Par conséquent, le traitement compost se différencie du témoin par un apport organique et par un sol moins bien structuré. Nous prendrons en compte, dans l'analyse qui suit, l'existence de cette confusion d'effet possible entre les deux facteurs « apport de compost » et « structure du sol ». Cette confusion d'effet explique d'ailleurs peut-être la contradiction entre les résultats au champ et ceux obtenus en pots : au champ, le traitement ayant reçu du compost est plus contaminé que le témoin n'ayant pas reçu de matière organique.

D'après les résultats de notre analyse de co-inertie, la structure du sol et sa teneur en matière organique ne sont pas des déterminants de la structure et de la taille des populations de nématodes phytoparasites qui se sont développées dans le sol et les racines.

En revanche, la structure du sol, le degré d'aération qui en résulte et l'apport de compost ont une influence significative sur la structure des communautés de nématodes « libres » dans le sol (phytoparasites, mais aussi fongivores, bactérivores, omnivores et carnivores).

#### *3.4.1.1. Effet de la structure du sol*

Les expériences évaluant l'effet de la structure du sol sur les communautés de nématodes sont rares. Il en ressort néanmoins que la taille des pores affecte leur mouvement et leur habitat (Neher et al., 1999). Cette porosité dépend directement du niveau d'agrégation du sol. Les diamètres des pores habitables ont été estimés à 30-90µm, calcul basé sur la corrélation entre la distribution des tailles des pores et la biomasse des nématodes (Hassink et al., 1993).

Cette expérimentation suggère donc que les nématodes carnivores et omnivores sont très sensibles à la structure du sol, préférant un sol avec une porosité importante et une bonne aération et tolérant mal l'anoxie. La sensibilité de ces deux groupes aux pratiques agricoles qui dégradent l'état physique du sol (tassement en particulier) est bien connue : ils sont généralement moins nombreux et moins divers dans les sols agricoles tassés que dans les milieux non cultivés, plus

aérés (Freckman et Ettema, 2003; Meng et al., 2006). Les omnivores et les carnivores pourraient donc être des indicateurs d'un bon état physique du sol en bananeraie, comme cela a souvent été mentionné pour d'autres cultures (Hánel, 2003; Lopez-Fando et Bello, 1995).

Deux familles parmi les carnivores et les omnivores font néanmoins exception (Anatonchidae et Dorylaimidae) et se rencontrent dans les sols moins bien structurés. Une meilleure tolérance aux perturbations physiques pour ces familles pourrait expliquer ces différences de sensibilité.

Ces résultats suggèrent donc que les pratiques culturales qui augmentent l'aération du sol sont favorables au développement des populations de nématodes omnivores et carnivores. De plus, des pores plus larges, associés à des agrégats plus larges, pourraient également permettre aux plus gros organismes prédateurs des nématodes phytoparasites, tels que les nématodes carnivores, les acariens et les tardigrades par exemple, de se mouvoir dans le sol et donc d'accroître leur activité de prédation.

A l'opposé, nos résultats suggèrent que les nématodes bactériovores et fongivores se développent principalement dans un sol moins bien structuré que celui des carnivores et des omnivores. La présence de racines favorise également le développement de ces populations, probablement grâce à l'activité microbienne, elle-même favorisée par les exsudats racinaires. Ce résultat est conforme à ceux obtenus par Ingham et al. (1985) qui ont trouvé que la présence des bactériovores et les fongivores étaient corrélées à la distribution des racines.

Cependant, deux familles de nématodes bactériovores (Teratocephalidae et Onchulidae) ne suivent pas ce patron et sont associées à une meilleure structure du sol que précédemment. Ces deux familles pourraient donc être, à l'instar des carnivores et des omnivores, des indicateurs de la qualité du sol des systèmes de cultures de bananiers.

#### 3.4.1.2. *Effet de l'apport de compost*

Enfin, l'apport de compost dans le sol est un autre déterminant de la structure des populations de nématodes libres. D'une manière générale, cet apport a induit dans notre expérimentation un accroissement des populations de nématodes, à l'exception des Teratocephalidae, des Rhabditidae et Onchulidae, qui semblent être capables de se développer dans un milieu pauvre en matières organiques.

L'apport de matières organiques a donc favorisé, comme on s'y attendait, le développement et la diversification des nématodes libres du sol. Ce résultat est conforme à ceux de beaucoup d'autres travaux (*e.g.* Okada and Harada, 2007; Treonis et al., 2010).

En conclusion, au-delà de l'étude de l'influence de l'apport d'un amendement organique sur les nématodes, on peut souligner que ces résultats confirment le potentiel que représente l'étude de la nématofaune comme bio-indicateur de la qualité physique du sol d'une bananeraie.

### ***3.4.2. Effets de la variabilité spatiale des ressources sur la composition et la structure des communautés de nématodes***

#### ***3.4.2.1. Effets sur les nématodes phytoparasites dans les racines et dans le sol***

Les résultats de notre expérimentation ne montrent pas d'effet de l'apport de compost sur la régulation des phytoparasites dans les racines ; au contraire, les racines sont plus contaminées dans le traitement compost. Il faut donc rechercher les déterminants de la structure spatiale des communautés de nématodes phytoparasites dans les racines ailleurs que dans l'apport de compost. La méthode employée (analyse fine de la disposition spatiale du système racinaire, des nématodes et de la structure du sol) permet d'étudier un effet souvent mentionné dans la littérature : celui de la disposition spatiale des racines.

La position des racines par rapport au rhizome semble en effet avoir été un déterminant important de la composition spécifique des nématodes phytoparasites au sein des racines dans le témoin, mais pas dans le traitement compost.

En effet, dans le témoin, les populations de *R. similis*, de *P. coffeae* et de *H. multicinctus* dans les racines et dans le sol sont dominantes sous le pied du bananier alors que celles de *R. reniformis* et *H. seinhorsti* semblent se développer préférentiellement dans les racines éloignées du pied. De telles différences dans la composition spécifique des nématodes phytoparasites dans les racines ont été précédemment décrites par Quénéhervé (1990) et Araya et al. (1999) par exemple. Afin d'expliquer cette hétérogénéité, Duyck et al. (2009) suggèrent que la distance des racines par rapport au rhizome est un axe de niche écologique séparant certaines espèces de nématodes parasites du bananier. Ce partitionnement reposerait sur les capacités de pénétration des nématodes dans la racine et sur la stratégie de parasitisme. *R. similis*, *H. multicinctus* et *P. coffeae*, parasites migrants, étant capables de pénétrer dans le rhizome et dans tous les types de racines (primaires, secondaires et tertiaires) quelle que soit leur position ; alors que *R. reniformis* et *Meloidogyne* spp., parasites sédentaires, ne pénètrent qu'au niveau de l'extrémité des racines secondaires ou tertiaires juste derrière le méristème apical (Gowen, 1979; Gowen et al., 2005). De telles données sur *H. seinhorsti* ne sont pas disponibles à notre connaissance.

Un second déterminant de la composition spécifique des nématodes phytoparasites semble être l'interaction entre espèces et pourrait aussi expliquer les différences observées entre les deux traitements.

Dans le témoin, nous avons observé que plus les racines étaient éloignées du rhizome, moins le complexe parasitaire était dominé par *R. similis*, *H. multicinctus* devenant dominant. D'autres auteurs, par exemple Quénéhervé (1990) et Barekye et al. (1999), ont fait état d'observations identiques. En effet, l'attrait de *R. similis* envers les racines semble être gouverné par l'activité rhizogénique. Le centre de dissémination de *R. similis* est aussi le centre de la genèse des racines (Quénéhervé, 1990). La pression parasitaire est plus intense aux alentours du rhizome dégradant ainsi l'état sanitaire des racines dans cette zone par rapport aux racines plus éloignées du pied. En effet, *R. similis*, *P. coffeae* et *H. multicinctus* provoquent des lésions dans la racine, mais les lésions créées par *H. multicinctus* sont plus superficielles et moins dommageables que celles de *R. similis* et *P. coffeae* (Blake 1966).

A l'opposé, dans le cas du traitement compost, la position des racines par rapport au rhizome ne semblent pas avoir été un facteur déterminant la taille et la structure des populations des nématodes phytoparasites. En effet, les nématodes phytoparasites sont équitablement répartis dans les racines quelle que soit leur position dans le profil.

La raison de ce manque de régulation de *R. similis* peut s'expliquer par une plus grande fragmentation du sol qui a pu favoriser les populations de *R. similis*, ce qui est en accord avec les observations de Dorel et al. (2000) et de Clermont-Dauphin et al. (2004). Un *trade-off* compétition-colonisation, comme l'a présenté Tillman (1994), pourrait avoir lieu entre les deux espèces. Les histoires de vie de ces espèces sont peu connues, mais quelques données soutiennent cette hypothèse : *R. similis* est capable de se multiplier par parthénogenèse, alors que *H. multicinctus* ne se reproduit que par amphimixie (Barekye et al., 1999 ; Karakaş, 2007 ; Haegeman et al., 2010) ont rapporté des taux de multiplications supérieurs de *R. similis* comparé à *H. multicinctus* ; le cycle de vie de *R. similis* est plus court que celui de *H. multicinctus* (Orton et Siddiqi, 1973 ; Orion et Bar-Eyal, 1995). D'autre part, *R. similis* est connu pour coloniser plus rapidement les racines de bananier que *H. multicinctus* (Quénéhervé 1988; 1989).

Enfin, ni la densité des racines, ni le diamètre des racines ne semblent avoir été des déterminants de la composition et de la structure des populations des nématodes phytoparasites des racines. Ce résultat est conforme à ceux de Boag (1981) et de Forge et al. (1998) qui, comme

dans le cas de notre traitement compost, n'ont pas trouvé de corrélation entre la distribution des racines et celle des nématodes phytoparasites. Dans notre essai, la diminution de la densité de racines en profondeur pour les deux traitements est conforme aux architectures racinaires du bananier décrites par de nombreux auteurs, dont Lassoudière (1978). Cette diminution est probablement due au déterminisme génétique de l'émission racinaire de la plante (Draye, 2002) et au tassement du sol en profondeur qui est un frein au développement des racines Dorel (1993).

#### *3.4.2.2. Effets sur les nématodes « libres » dans le sol et sur le fonctionnement du réseau trophique des nématodes*

Notre étude a montré que la distribution verticale des familles de nématode « libres » n'était pas homogène, ce qui est conforme à d'autres travaux sur le sujet Boag and Yeates (2004). Les différences dans la distribution verticale pour les différentes guildes fonctionnelles des nématodes sont certainement dues aux différences dans la distribution verticales des ressources. En surface, les nématodes bactérivores et fongivores de type c-p2 se développent préférentiellement, ce qui est probablement lié à une activité microbienne plus importante dans cette couche du sol due à la présence de débris végétaux. Meng et al. (2006) et Pen-Mouratov et al. (2004) ont rapportés des résultats similaires où les nématodes bactérivores étaient surtout présents dans les 20 premiers centimètres du sol. A l'opposé, la plupart des nématodes carnivores et omnivores, ainsi que les nématodes fongivores c-p4 (Tylencholaimidea) se sont développés préférentiellement en profondeur (entre 30 et 50cm). Ce sont des familles décrites comme K-stratégistes (Bongers, 1999), c'est-à-dire qu'elles sont caractérisées par une sensibilité importante aux perturbations du milieu. Vivre en profondeur leur donne certainement une meilleure protection aux aléas environnementaux et aux agressions, tels que la pluie, la température ou le piétinement. Les nématodes bactérivores sont faiblement représentés dans cette couche, probablement car les activités bactériennes sont affaiblies à cause des caractéristiques physico-chimiques de cette zone (mauvaise aération, moins de MO). La profondeur intermédiaire (30cm) présente la plus grande diversité de familles et de guildes fonctionnelles, cette couche étant probablement la plus adéquate au développement d'une nématofaune variée : elle est moins perturbée que la couche superficielle, et présente une meilleure structure du sol (porosité, aération) qu'à 50cm de profondeur.

La variabilité verticale des indices nématologiques correspond logiquement à celle de la composition taxonomique. Les trente premiers centimètres du sol correspondent à la zone où

l'activité du socle du réseau trophique est la plus intense, représentée par l'Enrichment Index (EI). L'apparition d'un réseau trophique « enrichi » et dominé par une voie bactérienne, comme le montre le faible Channel index (CI), pourrait être due aux restitutions de la MO en surface (Liang et al., 2009). L'activité minéralisatrice de la MO est probablement la plus importante dans cette zone.

Nos résultats montrent également qu'il existe une variabilité fonctionnelle horizontale que nous n'avions pas détectée au regard des familles de nématodes. La zone sous le pied est caractérisée par une faune basale comme l'indique le Basal Index (BI), *i.e.* que les nématodes qui s'y trouvent sont généralement ubiquistes avec une large amplitude écologique. L'activité nématologique dans cette zone est l'activité minimale d'un sol : c'est un réseau écologique diminué à cause d'un stress. A l'opposé, les augmentations du Maturity Index (MI) et du Structure Index (SI) à l'écart du pied, montrent que le réseau trophique devient de plus en plus long et étoffé, avec des individus de plus en plus K-stratégistes. La diminution de la longueur et de la structuration du réseau trophique sous le pied du bananier pourrait peut-être provenir de l'apport d'engrais minéral dans cette zone. En effet, de nombreuses études (*e.g.*, Bulluck et al., 2002; Liang et al., 2009; Okada et Harada, 2007; Briar et al., 2007; Villenave et al., 2010) ont montré que l'apport d'une fertilisation minérale azotée n'induisait pas une augmentation de la taille des populations de nématodes constituant le socle du réseau trophique, à l'opposé d'une fertilisation organique qui, de plus, engendre une amélioration de la structure du réseau trophique.

# Conclusion générale



## Conclusion générale

La question principale à laquelle nous avons tenté de répondre au cours de ce travail peut se formuler de la manière suivante : Est-il possible d'induire dans le sol d'une bananeraie mécanisée un contrôle biologique des nématodes parasites du bananier par un apport de matières organiques ? Nous reviendrons dans un premier temps sur cette question, en résumant les éléments de réponse fournis par nos expérimentations. Nous proposerons un certain nombre de perspectives pour des recherches futures.

### 4.1. Principaux résultats acquis au cours de la thèse et limites de ce travail

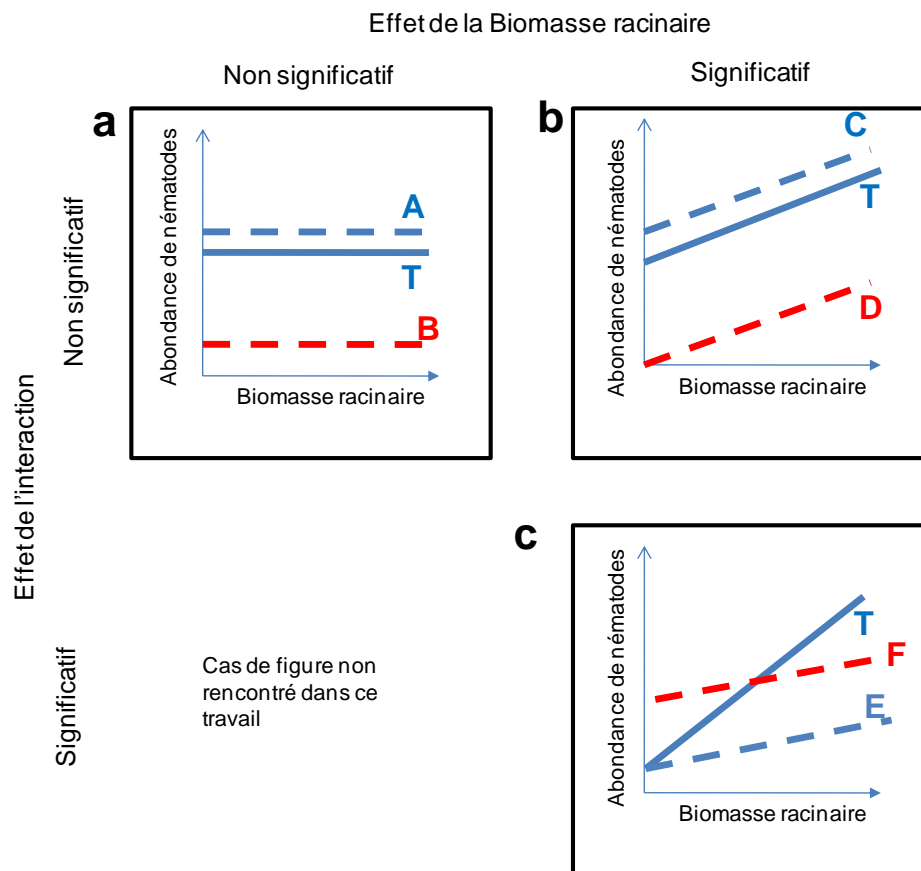
#### *4.1.1. Effet des apports de matières organiques brutes et compostées sur le contrôle biologique des populations de nématodes*

L'une des principales difficultés de ce travail tenait au fait que l'apport de matières organiques a, dans certains cas, agi sur la croissance des bananiers et la taille de leur système racinaire. Il a donc fallu, dans cette étude, tenir compte de l'effet éventuel du niveau des ressources disponibles sur la taille des populations de nématodes phytoparasites qui se nourrissent de ces racines (Yeates, 1987). Cela nous a conduits à essayer de séparer, grâce à l'utilisation d'une méthode d'analyse de la covariance, l'effet direct du traitement de l'effet de l'accroissement éventuel de biomasse racinaire et de l'effet de l'interaction entre ces deux facteurs. En faisant l'hypothèse que les effets de la biomasse racinaire et des amendements organiques sont linéaires sur l'abondance des nématodes phytoparasites présent dans le système racinaire entier, nous avons distingué les cas de figure suivants, résumés sur la Figure 1 :

- (i) Les effets de la biomasse racinaire et de l'interaction ne sont pas significatifs (Figure 1 a).

L'abondance des nématodes phytoparasites dans les racines ne dépend donc que de l'effet éventuel de la matière organique.

- (ii) Il y a un effet de la biomasse racinaire mais pas d'effet de l'interaction (Figure 1 b). Dans ce cas, les populations augmentent avec le niveau de la ressource, de la même manière dans le témoin et dans le traitement.
- a. Si l'effet du traitement n'est pas significatif, alors la taille des populations de nématodes phytoparasites est équivalente entre le témoin et le traitement (droite C).
  - b. Si l'effet du traitement est significatif, alors la taille des populations de nématodes phytoparasites est plus faible dans le traitement (droite D) que dans le témoin, quelle que soit la biomasse racinaire.
- (iii) Les effets de la biomasse racinaire et de l'interaction sont significatifs (Figure 1 d). Il y a d'autant plus de nématodes qu'il y a de racines, mais l'apport d'amendement entraîne une augmentation moins intense des populations avec la biomasse racinaire que dans le témoin (droite E). Si l'effet du traitement est significatif, il peut être favorable aux populations de nématodes phytoparasites (droite F). Dans ce cas, l'apport de cette matière organique induit des effets opposés (positif et négatif) sur la population de nématodes phytoparasites, ce qui suggère que cet apport induit à la fois des conditions favorables au développement du parasite et des mécanismes de sa régulation. On peut émettre l'hypothèse que l'amendement organique joue sur les conditions abiotiques, les rendant favorables (pH, environnement ionique) tout en engendrant une régulation en induisant une résistance de la plante par exemple.



Légende:

T= Témoin; A,B, C, D, E et F = Amendements organiques

En rouge : effet significatif du traitement

En bleu : Pas d'effet du traitement

**Figure 1 : Décomposition des effets de la biomasse racinaire, du traitement et de l'interaction entre ces deux facteurs sur l'abondance des nématodes phytoparasites dans les racines. Un contrôle des nématodes phytoparasites est observé avec les traitements B, D, E et F par rapport au témoin T.**

Les principaux enseignements de ce travail sont les suivants. Trois des quatre matières organiques brutes (la bagasse, les écumes de sucreries et les déchets verts) et les quatre composts (Biogwa<sup>®</sup>, Ecogwa B<sup>®</sup>, Ecogwa D<sup>®</sup> et Vegethumus<sup>®</sup>) ont entraîné une diminution de la pression parasitaire dans les racines de bananier. Seules les boues de station d'épuration n'ont pas engendré de régulation. Les régulations observées dépendent des espèces de nématodes phytoparasites. Toutes les matières organiques n'ont pas eu les mêmes effets sur toutes les espèces. Ces résultats sont résumés dans le tableau 1 ci-après.

	Bagasse		Ecumes		Déchets verts		Boues de STEP		Biogwa <sup>®</sup>		Ecogwa B <sup>®</sup>		Ecogwa D <sup>®</sup>		Vegethumus <sup>®</sup>	
	effet	droite <sup>a</sup>	effet	droite <sup>a</sup>	effet	droite <sup>a</sup>	effet	droite <sup>a</sup>	effet	droite <sup>a</sup>	effet	droite <sup>a</sup>	effet	droite <sup>a</sup>	effet	droite <sup>a</sup>
<i>H. multicinctus</i>	0	A	0	A	0	A	0	A	0	C	-	-	0	C	-	-
<i>H. seinhorsti</i>	0	A	0	A	0	A	0	A	0	C	0	C	0	C	0	C
<i>Meloidogyne</i> spp.	↓↓	B	0	A	0	A	0	A	0	C	0	C	0	C	0	C
<i>P. coffeae</i>	↓↓	B	↓	B	↓	B	0	A	↓	F	↓	D	↓	D	↓	F
<i>R. similis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	0	C	0	C	0	C	0	C
<i>R. reniformis</i>	↓	B	0	A	↓	B	0	A	↑	G	↓	F	↓	F	↓	F

<sup>a</sup> droite présentée dans la Figure 1 correspondante.

**Tableau 1 Effets spécifiques des différents amendements organiques observés dans ce travail. -, espèce absente ; ↓↓, bonne régulation (à P<0.05) ; ↓, faible régulation (à P<0.01); ↑↓, effets antagonistes (à P<0.01);0, pas d'effets. Les lettres renvoient aux types de régulation décrits à la figure 1.**

Il est nécessaire de préciser à ce stade que les populations de *H. multicinctus*, de *H. seinhorsti* et de *R. similis* dans le sol et les racines étaient très faibles. Nous ne pouvons donc exclure l'hypothèse que l'absence de régulation observée sur ces espèces peut être due au fait que les populations étaient si faibles qu'il n'a pas été possible de détecter et/ou d'engendrer des modifications.

En revanche, nous avons observé dans notre essai au champ que les densités de nématodes phytoparasites dans les racines et dans le sol étaient plus importantes et les racines plus nécrosées avec un apport de compost. Ce résultat au champ est donc *a priori* contradictoire avec ceux issus des essais en pots. Cela peut être expliqué par le biais expérimental que nous avons observé dans cet essai. En effet, les conditions de cette expérimentation au champ ne permettent pas de conclure sur l'effet traitement. Il se trouve que nous avons observé dans les 3 répétitions du traitement compost que la structure du sol était différente de celle observée dans les trois répétitions du témoin. Ces deux facteurs sont donc non dissociables.

Les espèces de nématodes phytoparasites montrent des réponses différentes à l'apport d'une même matière organique, ce qui suggère (i) que la qualité de cette matière est un déterminant important de l'efficacité de régulation, et (ii) que chaque espèce présente une sensibilité propre à un type donné de matière organique. Comme nous, Pattison et al. (2005) avaient observé des efficacités de régulation sur *R. similis* variables en fonction du type d'amendement. Dans une autre série d'essais en pots, Pattison et al. (2006) ont également montré que la suppression des espèces de nématodes phytoparasites dépendait de la molécule organique apportée (les lignines contre *Meloidogyne* spp. et la cellulose contre *R. similis*).

Cependant, nous avons apporté des quantités brutes de matière organique différentes (nous avons apporté les doses de matières organiques brutes de manière à apporter les mêmes quantités de matière sèche). Nous ne pouvons donc exclure un effet dose d'un ou de plusieurs constituants qui seraient nématotoxiques et qui pourraient expliquer les différences observées entre les traitements dans l'efficacité de régulation.

**Pour conclure, ces résultats expérimentaux fournissent des éléments pour l'utilisation de la matière organique à des fins de contrôle biologique des nématodes, en fournissant des pistes pour le choix du type de matière organique le plus approprié en fonction de l'espèce de nématode ou du complexe parasitaire.**

#### **4.1.2. Mécanismes mis en jeu dans les contrôles observés.**

D'après notre revue de la littérature, cinq mécanismes principaux peuvent intervenir dans la régulation des nématodes phytoparasites après apport d'un amendement organique (l'environnement abiotique, la compétition interspécifique, la prédation par les prédateurs supérieurs, les antagonismes de la microflore et enfin, la résistance de la plante). A cela s'ajoute la tolérance de la plante qui permet de diminuer la nuisibilité des nématodes phytoparasites et donc de compenser leurs dégâts sur la plante. Nous avons centré cette thèse sur les mécanismes faisant intervenir le micro-réseau trophique tellurique. Dans ce but, nous avons suivi les modifications des communautés de nématodes qui sont considérées comme de bons indicateurs de la qualité biologique des sols cultivés (*e.g.* Porazinska et al., 1999) et qui, de plus, réagissent fortement aux apports de matières organiques (*e.g.* Mulder et al., 2005).

**Nous n'avons cependant pas pu identifier avec précision les mécanismes de régulation mis en jeu. Néanmoins, certains faits observés peuvent, à notre avis, donner quelques pistes.**

##### **(i) Le micro-réseau trophique :**

Des modifications du réseau trophique ont été observées après l'apport de la plupart des amendements testés (Bagasse, écumes de sucrerie, déchets verts, boues de station d'épuration, Ecogwa D<sup>®</sup> et Vegethumus<sup>®</sup>). L'impact le plus généralement observé a été l'accroissement des populations de microbivores répondant à un enrichissement organique (Ba1, Ba2 et Fu2), ce qui était attendu. Les matières les plus difficilement dégradables (ligno-cellulosiques) ont favorisé une augmentation des populations de fongivores et les matières organiques facilement dégradables (constituées d'une part importante d'hémicelluloses et de fraction soluble) ont induit un accroissement des populations de bactériovores. L'apport de bagasse et du compost Vegethumus<sup>®</sup>, après avoir augmenté les populations des nématodes fongivores, ont aussi permis l'accroissement des nématodes carnivores. Cette augmentation de la proportion des nématodes appartenant aux niveaux supérieurs du réseau trophique a certainement accrue la pression de prédation, mais n'a probablement pas été assez importante pour expliquer le contrôle des nématodes phytoparasites. Nous savons que de nombreux organismes de la microflore sont des antagonistes des nématodes (Dong et Zhang, 2006) et que l'apport de matières organiques peut avoir un effet très positif sur leurs abondances. En particulier, de nombreuses espèces de champignons peuvent contrôler les nématodes phytoparasites. Une induction du contrôle d'origine fongique est donc envisageable, en particulier pour les matières organiques pour

lesquelles nous avons observé une augmentation des populations de nématodes fongivores (Vegethumus<sup>®</sup>, bagasse et déchets verts).

## **(ii) La compétition interspécifique**

Les complexes parasitaires dans nos essais en pots (chapitre 1 et 2) étaient dominés par *P. coffeae* et *R. reniformis*. Dans ces 2 essais, nous n'avons pas observé de changements dans la composition spécifique, ce qui suggère que dans ces cas l'apport de matière organique n'a pas engendré de compétition interspécifique.

Au champ (chapitre 3), nous avons néanmoins observé un antagonisme entre *R. similis* et *H. multicinctus* dans les racines, comme cela avait souvent été souligné auparavant (*e.g.* Quénéhervé, 1990). *R. similis* est probablement le meilleur des colonisateurs au sein de ce complexe parasitaire (mais aussi le plus pathogène). Nous avons associé la dominance de *R. similis* à deux paramètres : la position des racines par rapport au rhizome et le faible niveau de perturbation du sol. *R. similis* aime les racines jeunes. C'est pourquoi nous observons les plus fortes populations à proximité du rhizome. Nous avons également associé la dominance de *R. similis* à une moins bonne structure du sol.

Ainsi, les systèmes de culture qui minimisent les perturbations du sol pourraient favoriser l'espèce *H. multicinctus* qui prendrait alors le pas sur une espèce plus colonisatrice et plus dommageable, *R. similis*.

## **(iii) La plante**

Enfin, nous avons observé, dans l'essai en pots sur les composts (chapitre 2), que la régulation des nématodes pouvait être liée au stade de croissance de la plante, les populations de nématodes étant d'autant plus efficacement contrôlées que la biomasse racinaire est importante. Nous pouvons donc faire l'hypothèse que des mécanismes de régulation « *in planta* » peuvent être activés par l'apport de matières organiques. Cependant, nous n'avons pu déterminer la nature exacte de ces mécanismes, ce qui appelle des recherches plus approfondies, pluridisciplinaires, afin de mieux comprendre les phénomènes mis en jeu.

#### ***4.1.3. Paramètres du milieu qui structurent la répartition des nématodes « libres » et parasites dans le sol, à l'échelle du profil cultural***

Nous avons étudié dans cette partie l'effet de deux paramètres du milieu sur la structure et l'abondance des nématodes phytoparasites et « libres » : la structure du sol et la variabilité spatiale dans le profil de sol.

Aucun effet de la structure du sol n'a été démontré sur la répartition spatiale des nématodes phytoparasites vivant dans les racines ou leur activité. Malgré les limites méthodologiques de notre essai au champ, nos résultats suggèrent que d'autres facteurs interviennent. On peut penser en particulier à l'activité rhizogénique et à la composition spécifique de la guildes fonctionnelle des nématodes phytoparasites, comme l'avance Quénéhervé (1990). Au contraire, en ce qui concerne les nématodes libres dans le sol, la structure du sol, la profondeur et l'apport de MO sont des déterminants importants de la structure de leur communauté et du fonctionnement du réseau trophique. L'apport de MO induit d'une manière générale un accroissement des populations de nématodes. D'autre part, la limitation du tassement du sol (qui prévient la dégradation de sa structure) est favorable au développement des populations d'omnivores et de carnivores, ce qui est, même si nous n'avons pas pu le démontrer avec certitude, théoriquement favorable à la régulation des nématodes phytoparasites par la prédation. Des pores plus larges, associés à des agrégats de plus grande taille, pourraient permettre aux plus gros organismes, tels que les nématodes carnivores, les acariens et les tardigrades par exemple, de se mouvoir dans le sol et donc d'accroître leur activité en général et donc la prédation en particulier.

La profondeur au sein du profil du sol est un déterminant majeur de la distribution verticale des familles de nématode « libres ». Ces différences dans la distribution verticale des différentes guildes fonctionnelles de nématodes sont certainement dues à la variabilité verticale des ressources et des conditions. En surface, *i.e.* là où se trouve la matière organique et dans la partie du sol la plus perturbée, les nématodes microbivores (qui sont majoritairement r-stratégestes) se développent préférentiellement. En profondeur, ce sont les nématodes carnivores et omnivores, (plutôt K-stratégestes, Bongers 1999), qui se multiplient le plus, probablement car ils trouvent loin de la surface un milieu plus tamponné et une meilleure protection vis-à-vis des perturbations extérieures.



## 4.2. Perspectives de recherche

Les résultats présentés dans cette thèse sont encourageants pour la mise au point de méthodes de contrôle biologique des nématodes parasites du bananier en apportant des matières organiques, brutes ou compostées, au sol. Mais ce travail pose également beaucoup de questions qui devraient, à notre avis, être abordée pour progresser dans la voie de l'utilisation des matières organiques pour le contrôle biologique des nématodes. Celles qui suivent nous paraissent importantes.

(i) **L'efficacité de régulation des matières organiques dépend-elle de la composition spécifique des nématodes phytoparasites au sein du complexe parasitaire ?**

Du point de vue de la conduite du système de culture, cela revient à se demander à quel moment il faut apporter de la MO. En effet, le complexe parasitaire à dominance *P. coffeae* est caractéristique d'un sol de bananeraie après rotation ou jachère ; en revanche, un sol dont le parasitisme est dominé par *R. similis* correspond à une bananeraie déjà en place ou à des systèmes de culture basés sur la monoculture de bananes. Faut-il apporter de la MO avant ou au moment de la replantation de la nouvelle bananeraie, ou bien attendre quelques mois ? L'apport de MO dans une bananeraie nouvellement plantée peut –il limiter ou empêcher le retour de *R. similis* dans la parcelle ?

(ii) **L'efficacité de régulation des matières organiques dépend-elle de l'intensité du parasitisme ?**

En effet, l'intensité du parasitisme entre les essais en pots et l'essai au champ était elle aussi très variable. L'intensité du parasitisme était en moyenne de 8000 nématodes/100g racines pour l'essai portant sur les matières organiques brutes (chapitre 1) et 3500 nématodes/100g de racines pour l'essai sur les composts (chapitre2). En revanche, les racines étaient beaucoup plus parasitées au champ (en moyenne 60000 nématodes/100g racines). Là encore, nous ne pouvons pas exclure un effet « dose » du nombre de nématodes phytoparasites.

(iii) **De quel(s) élément(s) présent(s) dans les matières organiques l'efficacité de régulation dépend-elle ?**

Il devient nécessaire de mieux caractériser la MO testée dans un objectif de généralisation des résultats. Les constituants biodégradables principaux (cellulose, *etc.*) devraient être systématiquement analysés, d'autant plus quand il s'agit d'analyser le réseau trophique.

Cette question se heurte à un écueil méthodologique, puisqu'il semble impossible de comparer deux matières organiques en ne faisant varier qu'un seul des constituants (par exemple, si on veut faire varier la quantité de cellulose dans une MO donnée, inévitablement la quantité de C variera aussi).

(iv) **Quels sont les mécanismes de régulation ? Certains mécanismes sont-ils associés à un certain type de matière organique ?**

(v) **De quelles natures sont les interactions entre les espèces de nématodes parasites du bananier ?**

Dans cette thèse, et dans de nombreuses autres publications (*e.g.* Quénéhervé, 1990 ; Moens et al., 2006 ; Tixier et al., 2006 ; Duyck et al., 2009), il est mentionné une compétition entre *R. similis* et *H. multicinctus*, entre *R. similis* et *Meloidogyne* spp., et entre *Meloidogyne* spp. et *P. coffeae*. Il serait bien de mettre en place un essai consacré à cette question.

(iv) Enfin, nous avons utilisé une méthode d'analyse de la covariance pour analyser le degré de parasitisme dans les racines après un apport de matière organique. Il semble important de mieux décortiquer chaque cas de figure que l'on peut potentiellement rencontrer, de s'interroger sur la significativité de l'effet de la biomasse racinaire quand l'abondance des nématodes phytoparasites varie et de comprendre quel(s) mécanisme(s) de régulation pourraient être lié à ces cas de figure.

# Références bibliographiques

## Références bibliographiques

- Abawi G S, Widmer T L (2000) Impact of soil health management practices on soilborne pathogens, nematodes and root diseases of vegetable crops. *Applied Soil Ecology* 15, 37-47.
- AFNOR (2000) NF EN 13039. Amendements du sol et supports de culture. - Détermination de la matière organique et des cendres. AFNOR (Ed), Paris, France.
- AFNOR (2007) NF ISO 14256-2. Determination of nitrate, nitrite and ammonium in field-moist soils by extraction with potassium chloride solution - Part 2: Automated method with segmented flow analysis. In: *Soil quality*. AFNOR (Ed), Paris, France.
- AFNOR (2009) XP U44.162. Soil improvers and growing media - Characterization of organic matter by biochemical fractioning and estimation of its biological stability. AFNOR (Ed), Saint-Denis-la-Plaine, France.
- Ahrén D, Tunlid A (2003) Evolution of parasitism in nematode-trapping fungi. *Journal of Nematology* 35, 194-197.
- Akhtar M (1999) Plant growth and nematode dynamics in response to soil amendments with neem products, urea and compost. *Bioresource Technology* 69, 181-183.
- Akhtar M, Mahmood I (1996) Control of plant-parasitic nematodes with organic and inorganic amendments in agricultural soil. *Applied Soil Ecology* 4, 243-247.
- Akhtar M, Malik A (2000) Roles of organic soil amendments and soil organisms in the biological control of plant-parasitic nematodes: a review. *Bioresource Technology* 74, 35-47.
- Alabouvette C, Hooper H, Lemanceau P, Steinberg C (1996) Soil suppressiveness to diseases induced by soilborne plant pathogens. In: *Soil Biochemistry*. G Stotzky, J-M Bollag (Eds), Dekker, New York. pp. 371-413.
- Amato M, Ladd JN (1988) Essay for microbial biomass based on ninhydrin-reactive nitrogen in extracts of fumigated soils. *Soil Biology and Biochemistry* 20: 107-114

- Andrássy I (2005) Free-Living Nematodes of Hungary. I. Nematoda Errantia. In: Pedozoologica Hungarica, 3. Cs Csuzdi, S Mahunka (Eds). Hungarian Natural History Museum, Budapest, Hungary. 518p.
- Andrássy I (2007) Free-living nematodes of Hungary. II. Nematoda Errantia. In: Pedozoologica Hungarica, 4. Cs Csuzdi, S Mahunka (Eds). Hungarian Natural History Museum, Budapest, Hungary. 496p.
- Araya M, Vargas A, Cheves A (1999) Nematode distribution in roots of banana (*Musa* AAA cv. Valery) in relation to plant height, distance from the pseudostem and soil depth. Nematology 1, 711-716.
- Araya M, de Waele D (2004) Spatial distribution of nematodes in three banana (*Musa* AAA) root parts considering two root thickness in three farm management systems. Acta Oecologica 26, 137-148.
- Arshad M A, Lowery B, Grossman B (1996) Physical tests for monitoring soil quality. In Methods for assessing soil quality. A J Jones, J W Doran (Eds), SSSA, Madison, WI, USA. pp 123-141.
- Baby U I, Manibhushanrao K (1996) Influence of organic amendments on arbuscular mycorrhizal fungi in relation to rice sheath blight disease. Mycorrhiza 6, 201-206.
- Badra T, Saleh M A, Oteifa B A (1979) Nematicidal activity and composition of some organic fertilizers and amendments. Revue de Nématologie 2, 29-36.
- Barbercheck M, Duncan L (2004) Abiotic Factors. In: Nematode Behaviour. R Gaugler, A L Bilgrami (Eds). CABI, Wallingford, UK. pp. 309-343.
- Bardgett R D, McAlister E (1999) The measurement of soil fungal:bacterial biomass ratios as an indicator of ecosystem self-regulation in temperate meadow grasslands. Biology and Fertility of Soils 29, 282-290.
- Barekye A, Kashaija I N, Adipala E, Tushemereirwe (1999) Pathogenicity of *Radopholus similis* and *Helicotylenchus multicinctus* on bananas in Uganda. In Mobilizing IPM for sustainable banana production in Africa. E A Frison, C S Gold, E B Karamura, R A Sikora (Eds). INIBAP, Montpellier. pp 319-326.
- Barker K R (1993) Resistance/tolerance and related concepts/terminology in plant nematology. Plant Disease 77, 111-113.

- Barker K R, Koenning S R (1998) Developing sustainable systems for nematode management. *Annual Review of Phytopathology* 36, 165-205.
- Baujard P, Martiny P (1995) Ecology and pathogenicity of the Hoplolaimidae (Nemata) from the sahelian zone of West Africa. 6. *Hoplolaimus pararobustus* (Schuurmans Stekhoven & Teunissen, 1938) Sher, 1963 and comparison with *Hoplolaimus seinhorsti* Luc, 1958. *Fundamental and Applied Nematology* 18, 435-444.
- Beugnon M, Champion J (1966) Etude sur les racines du bananier. *Fruits* 21, 309-327.
- Bilgrami A L (1993) Analysis of the predation by *Aporcelaimellus nivalis* on prey nematodes from different prey trophic categories. *Nematologica* 39, 356-365.
- Bilgrami A L (1995) Numerical analysis of the predatory relations between *Mesodorylaimus bastiani* (Nematoda: Dorylaimida) and different prey trophic categories. *Nematologia Mediterranea* 23, 81-88.
- Bilgrami A L (2008) Biological control potentials of predatory nematodes. In: Integrated management and biocontrol of vegetable and grain crops nematodes. A Ciancio, K G Mukerji (Eds). Springer. pp. 3-28.
- Bilgrami A L, Gaugler R (2004) Feeding behaviour. In: Nematode behaviour. R Gaugler, A L Bilgrami (Eds). CABI, Wallingford, UK. pp. 91-126.
- Bilgrami A L, Ahmad I, Jairajpuri M S (1983) Some factors influencing predation by *Mononchus aquaticus*. *Revue de Nématologie* 6, 325-326.
- Bilgrami A L, Pervez R, Yoshiga T, Kondo E (2001) Attraction and aggregation behaviour of predatory nematodes, *Mesodorylaimus bastiani* and *Aquatides thornei* (Nematoda : Dorylaimida). *Applied Entomology and Zoology* 36, 243-249.
- Blake C D (1966) The histological changes in banana roots caused by *Radopholus similis* and *Helicotylenchus multicinctus*. *Nematologica* 12, 129-137.
- Blazy J-M, Dorel M, Salmon F, Ozier-Lafontaine H, Wery J, Tixier P (2009) Model-based assessment of technological innovation in banana cropping systems contextualized by farm types in Guadeloupe. *European Journal of Agronomy* 31, 10-19.
- Blouin M, Zuily-Fodil Y, Pham-Thi A-T, Laffray D, Reversat G, Pando A, Tondoh J, Lavelle P (2005) Belowground organism activities affect plant aboveground phenotype, inducing plant tolerance to parasites. *Ecology Letters* 8, 202-208.

- Boag B (1981) Observations on the population dynamics and vertical distribution of trichodorid nematodes in a Scottish forest nursery. *Annals of Applied Biology* 98, 463-469.
- Boag B, Raschke I E, Brown D J F (1977) Observations on the life cycle and pathogenicity of *Paralongidorus maximus* in a forest nursery in Scotland. *Annals of Applied Biology* 85, 389-397.
- Boag B, Aphley T J W (1988) Influence of interspecific competition on the population dynamics of migratory plant-parasitic nematodes with r and K survival strategies. *Revue de Nématologie* 11, 321-326.
- Boag B, Yeates G W (2004) Population dynamics. In: *Nematode behaviour*. R Gaugler, A L Bilgrami (Eds). CABI, Wallingford, UK. pp 345-370.
- Bongers T (1994) De nematoden van Nederland: een identificatietabel voor de in Nederland aangetroffen zoetwater- en bodembewonende nematoden. 2ème edition Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging, utrecht, Nederland.
- Bongers T (1990) The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia* 83, 14-19.
- Bongers T (1999) The Maturity Index, the evolution of nematode life history traits, adaptative radiation and c-p scaling. *Plant and Soil* 212, 13-22.
- Bongers T, Bongers M (1998) Functional diversity of nematodes. *Applied Soil Ecology* 10, 239-251.
- Bongers T, Ferris H (1999) Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. *Trends in Ecology and Evolution* 14, 224-228.
- Bongers T, van der Meulen H, Korthals G (1997) Inverse relationship between the nematode maturity index and plant parasite index under enriched nutrient conditions. *Applied Soil Ecology* 6, 195-199.
- Briar S S, Grewal P S, Somasekhar N, Stinner D and Miller S A (2007) Soil nematode community, organic matter, microbial biomass and nitrogen dynamics in field plots transitioning from conventional to organic management. *Applied Soil Ecology* 37, 256-266.
- Bridge J, Starr J L (2007) *Plant nematodes of agricultural importance: a color handbook*. Academic Press, Boston. 152p.

- Brinkman E P, van Veen J A, van der Putten W H (2004) Endoparasitic nematodes reduce multiplication of ectoparasitic nematodes, but do not prevent growth reduction of *Ammophila arenaria* (L.) Link (marram grass). *Applied Soil Ecology* 27, 65-75.
- Browning M, Dawson C, Alm S R, McElderry C F, Amador J (1999) Effect of carbon amendment and soil moisture on *Tylenchorhynchus* spp. and *Hoplolaimus galeatus*. *Journal of Nematology* 31, 445-454.
- Bulluck L R, Barker K R, Ristaino J B (2002) Influences of organic and synthetic soil fertility amendments on nematode trophic groups and community dynamics under tomatoes. *Applied Soil Ecology* 21, 233-250.
- Cadet P, Spaull V W (1985) Studies on relationship between nematodes and sugarcane in South and West Africa: Plant Cane. *Revue de Nématologie* 8, 131-142.
- Cadet P, Spaull V W, McArthur D G (2002) Role of plant parasitic nematodes and abiotic soil factors in growth heterogeneity of sugarcane on a sandy soil in South Africa. *Plant and Soil* 246, 259-271.
- Cadet P, Thioulouse J (1998) Identification of soil factors that relate to plant parasitic nematode communities on tomato and yam in the French West Indies. *Applied Soil Ecology* 8, 77-86.
- Calbrix R, Barray S, Chabrierie O, Fourrie L, Laval K (2007) Impact of organic amendments on the dynamics of soil microbial biomass and bacterial communities in cultivated land. *Applied Soil Ecology* 35, 511-522.
- Castagnone-Sereno P, Kermarrec A. (1991) Invasion of tomato roots and reproduction of *Meloidogyne incognita* as affected by raw sewage sludge. *Journal of Nematology* 23, 724-728.
- Chabrier C, Quénéhervé P (2003) Control of the burrowing nematode (*Radopholus similis* Cobb) on banana: impact of the banana field destruction method on the efficiency of the following fallow. *Crop Protection* 22, 121-127.
- Chabrier C, Tixier P, Duyck P-F, Carles C, Quénéhervé P (2010) Factors influencing the survivorship of the burrowing nematode, *Radopholus similis* (Cobb.) Thorne in two types of soil from banana plantations in Martinique. *Applied Soil Ecology* 44, 116-123.



- Chaves N P, Pocasangre L, Elango F, Rosales F E, Sikora R (2009) Combining endophytic fungi and bacteria for the biocontrol of *Radopholus similis* (Cobb) Thorne and for effects on plant growth. *Scientia Horticulturae* 122, 472-478.
- Chitambar J J (1997) A brief review of the reniform nematode, *Rotylenchulus reniformis*. *California Plant Pest and Disease Report* 16, 71-73.
- Chitambar J J, Noffsinger E M (1989) Predaceous behavior and life history of *Odontopharynx longicauda* (Diplogasterida). *Journal of Nematology* 21, 284-291.
- Chitwood D J (2002) Phytochemical based strategies for nematode control. *Annual Review of Phytopathology* 40, 221-249.
- Clermont-Dauphin C, Cabidoche Y-M, Meynard J-M (2004) Effects of intensive monocropping of bananas on properties of volcanic soils in the uplands of the French West Indies. *Soil Use and Management* 20, 105-113.
- Coleman D C, Reid C P P, Cole C V (1983) Biological strategies of nutrient cycling in soil systems. In: MacFyaden, A., Ford, E.D. (Eds.), *Adv Ecol Res*. Academic Press, London, UK, pp. 1-55.
- Conseil Général de la Guadeloupe (2008) Plan départemental d'élimination des déchets ménagers et assimilés de la Guadeloupe. 1<sup>er</sup> janvier 2008. 136p.
- Coolen W A, D'Herde C J (1972) A method for the quantitative extraction of nematodes from plant tissue. Ministry of Agriculture of Belgium, Agricultural Research Administration. 77p.
- Cotton J (1979) Effect of annual and perennial cropping regimes on the population density and vertical distribution of *Xiphinema diversicaudatum* and on soil porosity. *Annals of Applied Biology* 86, 697-404.
- Culhane A C, Perrière G, Considine E C, Cotter T G, Higgins D G (2002) Between-group analysis of microarray data. *Bioinformatics* 18, 1600-1608.
- Dolédec S, Chessel D (2006) Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biology* 31, 277-294.
- Dong L, Zhang K (2006) Microbial control of plant-parasitic nematodes: a five-party interaction. *Plant and Soil* 288, 31-45.
- Doran J W, Zeiss M R (2000) Soil health and sustainability: managing the biotic component of soil quality. *Applied Soil Ecology* 15, 3-11.

- Dordas C (2008) Role of nutrients in controlling plant diseases in sustainable agriculture. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 28, 33-46.
- Dorel M (1993) Développement du bananier dans un andosol de Guadeloupe : effet de la compacité du sol. *Fruits* 48, 83-88.
- Dorel M (2001) Effet des pratiques culturales sur les propriétés physiques des sols volcaniques de Guadeloupe et influence sur l'enracinement du bananier. Thèse de l'Université catholique de Louvain. 129p.
- Dorel M, Roger-Estrade J, Manichon H, Delvaux B (2000) Porosity and soil water properties of Caribbean volcanic ash soils. *Soil Use and Management* 16, 133-140.
- Douds Jr D D, Galvez L, Franke-Snyder M, Reider C, Drinkwater L E (1997) Effect of compost addition and crop rotation point upon VAM fungi. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 65, 257-266.
- Dray S, Chessel D, Thioulouse J (2003) Procrustean co-inertia analysis for the linking of multivariate datasets. *Ecoscience* 10, 110-119.
- Draye X (2002) Banana roots: architecture and genetics. In: *Plant roots: the hidden half*. Marcel Dekker (Ed), C Press, New York. pp 261-277.
- du Plessis M C F, Kroontje W (1964) The relationship between pH and ammonia equilibria in soil. *Soil Science Society Proceedings* 28, 751-754.
- DuPont S T, Ferris H, Van Horn M (2009) Effects of cover crop quality and quantity on nematode-based soil food webs and nutrient cycling. *Applied Soil Ecology* 41, 157-167.
- Duyck P F, Pavoine S, Tixier P, Chabrier C, Queneherve P (2009) Host range as an axis of niche partitioning in the plant-feeding nematode community of banana agroecosystems. *Soil Biology and Biochemistry* 41, 1139-1145.
- Eisenback J D (1993). Interactions between nematodes in cohabitation. In: Khan M W (Ed.), *Nematode Interactions*. Chapman and Hall, London, pp. 134-174.
- Elsen A, Baimey H, Sweenen R, De Waele D (2003) Relative mycorrhizal dependency and mycorrhiza-nematode interaction in banana cultivars (*Musa* spp.) differing in nematode susceptibility. *Plant and Soil* 256, 303-313.
- Fahmy T, Aubry P (2008) XLSTAT-Pro (version 7.0). Society Addinsoft, 20 Jay Street, Suite 1003, Brooklyn, NY, 11201, USA.

- Ferris H, Bongers T (2006) Nematode indicators of organic enrichment. *Journal of Nematology* 38, 3-12.
- Ferris H, Bongers T, de Goede R G M (2001) A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept. *Applied Soil Ecology* 18, 13-29.
- Ferris H, Matute M M (2003) Structural and functional succession in the nematode fauna of a soil food web. *Applied Soil Ecology* 23, 93-110.
- Ferris H, Venette R C, Lau S S (1996) Dynamics of nematode communities in tomatoes grown in conventional and organic farming systems, and their impact on soil fertility. *Applied Soil Ecology* 3, 161-175.
- Ferris H, Venette R C, van der Meulen H R, Lau S S (1998) Nitrogen mineralization by bacterial-feeding nematodes: verification and measurement. *Plant and Soil* 203, 159-171.
- Forge T A, De Young R, Vrain T C (1998) Temporal changes in the vertical distribution of *Pratylenchus penetrans* under raspberry. *Journal of Nematology* 30, 179-183.
- Freckman D W, Ettema C H (2003) Assessing nematode communities in agroecosystems of varying human intervention. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 45, 239-261.
- Gagarin V G (2000) Nematode fauna of manure and compost in Yaroslavl oblast (Russia). *Zoologicheskii Zhurnal* 79, 1260-1274.
- Gan J, Yates S R, Ernest F F, Jury W A (2000) Degradation and volatilization of the fumigant chloropicrin after soil treatment. *Journal of Environmental Quality* 29, 1391-1397.
- Gautronneau Y, Manichon H (1987) Guide méthodique du profil cultural. CEREF/ISARA, Lyon, France.
- Glazer I, Orion D (1983) Studies on anhydrobiosis of *Pratylenchus thornei*. *Journal of Nematology* 15, 333-338.
- Goodell P B, Ferris H (1980) Graphic techniques for illustrating distribution data. *Journal of Nematology* 12, 151-152.
- Goodell P B, Ferris H (1981) Sampling optimization for five plant parasitic nematodes. *Journal of Nematology* 13, 304-313.
- Görres J H, Savin M C, Neher D A, Weicht T R, Amador J A (1999) Grazing in a porous environment: 1. The effect of soil pore structure on C and N mineralization. *Plant and Soil* 212, 75-83.

- Gosling P, Hodge A, Goodlass G, Bending G D (2006) Arbuscular mycorrhizal fungi and organic farming. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 113, 17-35.
- Gowen S R (1979) Review: some considerations of problems associated with the nematode pests of banana. *Nematropica* 9, 79-91.
- Gowen S, Quénéhervé P (1990). Nematode parasites of bananas, plantains and acaba. In :M Luc, A Sikora, J. Bridge (Eds), *Plant-parasitic nematodes in subtropical agriculture*. CABI, Wallingford, UK, pp 431-460.
- Gowen S R, Quénéhervé P, Fogain R (2005) Nematode parasites of bananas and plantains. In: *Plant Parasitic Nematodes in Subtropical and Tropical Agriculture*. M Luc, R A Sikora, J Bridge (Eds). CABI, Wallingford, UK. pp. 611-643.
- Haegeman A, Elsen A, de Waele D, Gheysen G (2010) Emerging molecular knowledge on *Radopholus similis*, an important nematode pest of banana. *Molecular Plant Pathology* 11, 315-323.
- Hallmann J, Rodriguez-Kabana R, Kloepper J W (1999) Chitin-mediated changes in bacterial communities of the soil, rhizosphere, and within roots of cotton in relation to nematode control. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 551-560.
- Hánel L (2003) Recovery of soil nematode populations from cropping stress by natural secondary succession to meadow land. *Applied Soil Ecology* 22, 255-270.
- Hassink J, Bouwman L A, Zwart K B, Brussaard L (1993) Relationships between habitable pore space, soil biota and mineralization rates in grassland soils. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 551-560.
- Heal O W, Anderson J M, Swift M J (1997) Plant litter quality and decomposition: an historical overview. In: G Cadish, K E Giller (Eds.), *Driven by nature, Plant litter quality and decomposition*. CABI, Wallingford, UK. pp 47-66.
- Henin S, Gras R, Monnier G (1969) *Le profil cultural. L'état physique du sol et ses conséquences agronomiques*. Paris, Masson, 322 p.
- Hoaglin D C, Mosteller F, Tuekey J W (1983) Understanding robust and exploratory data analysis. In: John Wiley and Sons (Eds), New York.
- Hodda M, Peters L, Traunspurger W (2009) Nematode diversity in terrestrial, freshwater aquatic and marine systems. In: *Nematodes as environmental indicators*. M J Wilson, T Kakouli-Duarte (Eds), CABI, Wallingford, UK.

- Hoitink H A J, Boehm M J (1999) Biocontrol within the context of soil microbial communities: A substrate-dependent phenomenon. *Annual Review of Phytopathology* 37, 427-446.
- Hol W H G, Cook R (2005) An overview of arbuscular mycorrhizal fungi-nematode interactions. *Basic and Applied Ecology* 6, 489-503.
- Holtkamp R, Kardol P, van der Wal A, Dekker S C, van der Putten W H, de Ruiter P C (2008) Soil food web structure during ecosystem development after land abandonment. *Applied Soil Ecology* 39, 23-34.
- Houdart M (2005) Organisation spatiale des activités agricoles et pollution des eaux par les pesticides. Modélisation appliquée au bassin-versant de la Capot, Martinique. Doctorat de Géographie, Université des Antilles et de la Guyane. 485p.
- Imbriani J L, Mankau R (1983) Studies on *Lasioseius scapulatus*, a Mesostigmatid mite predaceous on nematodes. *Journal of Nematology* 15, 523-528.
- Ingham R E, Trofymow J A, Ingham E R, Coleman D C (1985) Interactions of bacteria, fungi and their nematodes grazers: effects on nutrient cycling and plant growth. *Ecological Monographs* 55, 119-140.
- Ingram J, Bartels D (1996) The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 47, 377-403.
- Irmeler U (2010) Changes in earthworm populations during conversion from conventional to organic farming. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 135, 194-198.
- IUSS Working Group WRB (2006) World Reference Base for Soil Resources. 2<sup>nd</sup> edition. World Soil Resources Reports No 103, FAO, Rome. 145p.
- Jeschke J M, Kopp M, Tollrian R (2002) Predator functional responses: discriminating between handling and digesting prey. *Ecological Monograph* 72, 95-112.
- Karakaş M (2007) Life cycle and mating behavior of *Helicotylenchus multicinctus* (Nematoda: Hoplolaimidae) on excised *Musa cavendishii* roots. *Biologia* 62, 320-322.
- Ke X, Scheu S (2008) Earthworms, Collembola and residue management change wheat (*Triticum aestivum*) and herbivore pest performance (Aphidina: *Rhopalosiphum padi*). *Oecologia* 157, 603-617.
- Kemper W D, Rosenau R C (1986) Aggregate stability and size distribution. In: *Methods of Soil Analysis, Part 1. Physical and Mineralogical Methods*. American Society of Agronomy, Madison, WI, USA. pp 425-444.

- Khan Z, Bilgrami A L, Jairajpuri M S (1995) A comparative study on the predation by *Allodorylaimus americanus* and *Discolaimus silvicolus* (Nematoda: Dorylaimida) on different species of plant parasitic nematodes. *Fundamental and Applied Nematology* 18, 99-108.
- Khan Z, Kim Y H (2005) The predatory nematode, *Mononchoides fortidens* (Nematoda: Diplogasterida), suppresses the root-knot nematode, *Meloidogyne arenaria*, in potted field soil. *Biological Control* 35, 78-82.
- Khan Z, Kim Y H (2007) A review on the role of predatory soil nematodes in the biological control of plant parasitic nematodes. *Applied Soil Ecology* 35, 370-379.
- Kincaid R R (1946) Soil factors affecting incidence of root knot. *Soil Science* 61, 101-109.
- Lafont A, Risède J-M, Loranger-Merciris G, Clermont-Dauphin C, Dorel M, Rhino B, Lavelle P (2007) Effects of the earthworm *Pontoscolex corethrurus* on banana plants infected or not with the plant-parasitic nematode *Radopholus similis*. *Pedobiologia* 51, 311-318.
- Lassoudière A (1978) Quelques aspects de la croissance et du développement du bananier 'Poyo'en Côte d'Ivoire 2. Le système radical. *Fruits* 33, 314-338.
- Lassoudière A (2007) Le bananier et sa culture. Ed Quæ, Versailles, France. 383 p.
- Lavelle P (1988) Earthworm activities and the soil system. *Biology and Fertility of Soils* 6, 237-251.
- Lavigne C (1987) Contribution à l'étude du système racinaire du bananier. Mise au point de rhizotrons et premiers résultats. *Fruits* 42, 265-271.
- Le Saux R, Quénéhervé P (2002) Differential chemotactic responses of two plant-parasitic nematodes, *Meloidogyne incognita* and *Rotylenchulus reniformis*, to some inorganic ions. *Nematology* 4, 99-105.
- Lecompte F (2002) Mise en place de l'architecture racinaire du bananier dans un andosol : effets des contraintes physiques liées au compactage. Thèse de doctorat de l'Institut National Agronomique Paris-Grignon. 113p.
- Lecompte F, Pagès L, Ozier-Lafontaine H (2005) Patterns of variability in the diameter of lateral roots in the banana root system. *New Phytologist* 167, 841-850.
- Leroy B L M, De Sutter N, Ferris H, Moens M, Reheul D (2009) Short-term nematode population dynamics as influenced by the quality of exogenous organic matter. *Nematology* 11, 23-38.

- Lescot T (2006) La banane en chiffres : le fruit préféré de la planète. *Fruitrop* 140, 5-9.
- Lewis E E, Pérez E E (2004) Ageing and developmental behaviour. In: R Gaugler, A L Bilgrami (Eds) *Nematode behaviour*. CABI, Wallingford, UK, pp 151-176
- Liang W, Li Q, Jiang Y, Neher D A (2005) Nematode faunal analysis in an aquic brown soil fertilised with slow-release urea, Northeast China. *Applied Soil Ecology* 29, 185-192.
- Liang W, Lou Y, Li Q, Zhong S, Zhang X, Wang J (2009) Nematode faunal response to long-term application of nitrogen fertilizer and organic manure in Northeast China. *Soil Biology and Biochemistry* 41, 883-890.
- Lopez-Fando C, Bello A (1995) Variability in soil nematode populations due to tillage and crop rotation in semi-arid Mediterranean agrosystems. *Soil and Tillage Research* 36, 59-72.
- Luc M, Sikora R, Bridge J (1990) *Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture*. CABI, Wallingford, U.K. 629p.
- Mankau R (1980) Biological control of nematode pests by natural enemies. *Annual Review of Phytopathology* 18, 415-440.
- Marquis R J (1992) The selective impact of herbivores. In: *Plant Resistance to Herbivores and Pathogens: Ecology, Evolution and Genetics*. R S Fritz, E L Simms (Eds), Chicago, University of Chicago Press. pp. 301-325.
- Mateille T, Quénéhervé P, Cadet P (1993) Influence de l'hôte sur le développement parasitaire: exemple des nématodes du bananier. In: 29th Caribbean Food Crop Society Meeting, Fort-de-France, Martinique, pp 338-351.
- Matthews GA (2006) *Pesticides: health, safety, and the environment*. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, U.K. 248p.
- Mauricio R, Rausher M D, Burdick D S (1997) Variation in the defense strategies of plants: are resistance and tolerance mutually exclusive? *Ecology* 78, 1301-1311.
- McIntyre B D, Speijer P R, Riha S J, Kizito F (2000) Effects of mulching on biomass, nutrients, and soil water in banana inoculated with nematodes. *Agronomy Journal* 92, 1081-1085.
- McSorley R, Gallaher R N (1996) Effect of yard waste compost on nematode densities and maize yield. *Journal of Nematology* 28, 655-660.
- Mello C C (2007) Return to the RNAi world: rethinking gene expression and evolution. *Cell Death and Differentiation* 14, 2013-2020.

- Meng F-X, Ou W, Li Q, Jiang Y, Wen D-Z (2006) Vertical distribution and seasonal fluctuation of nematode trophic groups as affected by land use. *Pedosphere* 16, 169-176.
- Moens T, Araya M, Swennen R, De Waele D (2004) Enhanced biodegradation of nematicides after repetitive applications and its effect on root and yield parameters in commercial banana plantations. *Biology and Fertility of Soils* 39, 407-414.
- Moens T, Araya M, Swennen R, De Waele D (2006) Reproduction and pathogenicity of *Helicotylenchus multicinctus*, *Meloidogyne incognita* and *Pratylenchus coffeae*, and their interaction with *Radopholus similis* on *Musa*. *Nematology* 8, 45-58.
- Mulder C, Schouten A J, Hund-Rinke K, Breure A M (2005) The use of nematodes in ecological soil classification and assessment concepts. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 62, 278-289.
- Mustin M (1987) Le compost: gestion de la matière organique. François Dubusc (Ed), Paris, France.
- Neher D A (2001) Role of nematodes in soil health and their use as indicators. *Journal of Nematology* 33, 161-168.
- Neher D, Weicht T, Savin M, Görres J, Amador J (1999) Grazing in a porous environment. 2. Nematode community structure. *Plant and Soil* 212, 85-99.
- Nichols K A, Wright S F (2004) Contributions of fungi to soil organic matter in agroecosystems. In: F Magdoff, R R Weil (Eds), *Soil Organic Matter in Sustainable Agriculture*. CRC Press, Boca Raton. pp. 179–198.
- Oka Y (2010) Mechanisms of nematode suppression by organic soil amendments - A review. *Applied Soil Ecology* 44, 101-115.
- Oka Y, Tkachi N, Shuker S, Yerumiyahu U (2007) Enhanced nematicidal activity of organic and inorganic ammonia-releasing amendments using neem extracts. *Journal of Nematology* 39, 9-16.
- Okada H, Harada H (2007) Effects of tillage and fertilizer on nematode communities in a Japanese soybean field. *Applied Soil Ecology* 35, 582-598.
- Orion D, Bar-Eyal M (1995) Observations on the life cycle and behavior of *Helicotylenchus multicinctus* in monoxenic culture under commercial conditions. *Nematropica* 25, 67-70.
- Orton W K J, Siddiqi M R (1973) CIH. Descriptions of plant-parasitic nematodes. CABI, Wallingford, UK.



- Paige K N, Whitham T G (1987) Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *American Naturalist* 129,407-416.
- Palm C A, Gachengo C N, Delve R J, Cadish G, Giller K E (2001) Organic inputs for soil fertility management in tropical agroecosystems: application of an organic resource database. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 83, 27-42.
- Pattison T, Cobon J, Sikora R (2006) Soil quality improvement and nematode management on banana farms in Australia. In: XVII Reunião Internacional ACORBAT, 15-20 october 2006, Joinville, Santa Catarina, Brasil. Vol 1, 268-283
- Pattison A B, Moody P W, Badcock K A, Smith L J, Armour J A, Rasiah V, Cobon J A, Gulino L-M, Mayer R (2008) Development of key soil health indicators for the Australian banana industry. *Applied Soil Ecology* 40, 155-164.
- Pattison T, Smith L, Moody Ph, Armour J, Badcock K, Cobon J, Rasiah V, Lindsay S, Gulino L (2005) Banana root and soil health project – Australia, in: Meeting: International Symposium, San José (CRI), 2003/11/03-05. INIBAP, Montpellier (FRA).
- Pen-Mouratov S, He X, Steinberger Y (2004) Spatial distribution and trophic diversity of nematode populations under *Acacia raddiana* along a temperature gradient in the Negev Desert ecosystem. *Journal of Arid Environment* 56, 339-355.
- Piedra Buena A, García-Álvarez A, Díez-Rojo M A, Ros C, Fernández P, Lacasa A, Bello A (2007) Use of pepper crop residues for the control of root-knot nematodes. *Bioresource Technology* 98, 2846-2851.
- Porazinska D L, Duncan L W, McSorley R, Graham J H (1999) Nematode communities as indicators of status and processes of a soil ecosystem influenced by agricultural management practices. *Applied Soil Ecology* 13, 69-86.
- Portage Salarial Caraïbéen (2007) Guide des déchets de la Guadeloupe. Version 2007. [http://www.guidedesdechets-gpe.fr/guide\\_papier/Guide\\_dechets\\_Guadeloupe2.pdf?PHPSESSID=100c8918b1f02e746911e25784f8b69f](http://www.guidedesdechets-gpe.fr/guide_papier/Guide_dechets_Guadeloupe2.pdf?PHPSESSID=100c8918b1f02e746911e25784f8b69f).
- Poussin J-C, Neuts T, Mateille T (2005) Interactions between irrigated rice (*Oryza sativa*) growth, nitrogen amendments and infection by *Hirschmanniella oryzae* (Nematoda, Tylenchida). *Applied Soil Ecology* 29, 27-37.

- Quénéhervé P (1988) Population of nematodes in soil under banana cv. Poyo in the Ivory Coast. 2. Influence of soil texture, pH and organic matter on nematode populations. *Revue de Nématologie* 11, 245-251.
- Quénéhervé P (1989) Population of nematodes in soils under banana, cv. Poyo, in the Ivory Coast. 3. Seasonal dynamics of populations in mineral soil. *Revue de Nématologie* 12, 149-160.
- Quénéhervé P (1990) Spatial arrangement of nematodes around the banana plant in the Ivory Coast: related comments on the interaction among concomitant phytophagous nematodes. *Acta Oecologica* 11, 875-886.
- Quénéhervé P (1991) Banana phenology in relation to phytophagous nematodes. In C S Gold, B Gemmil (Eds.), *Biological and integrated control of highland banana and plantain pests and diseases*. Cotonou, Bénin, pp. 218-230.
- Quénéhervé P, Cadet P, Mateille T, Topart P (1991) Population of nematodes in soils under banana cv. Poyo, in the Ivory Coast. 5. Screening of nematicides and horticultural results. *Revue de Nématologie* 14, 231-249.
- Quénéhervé P, Chabrier C, Auwerkerken A, Topart P, Martiny B, Marie Luce S (2006) Status of weeds as reservoirs of plant parasitic nematodes in banana fields in Martinique. *Crop Protection* 25, 860-867.
- Rawsthorne D, Brodie B B (1986) Roots growth of susceptible and resistant potato cultivars and population dynamics of *Globodera rostochiensis* in the field. *Journal of Nematology* 18, 501-504.
- Rice E L (1984) *Allelopathy*. Academic Press Inc., Orlando, Florida. 422 p.
- Richard G, Boizard H, Roger-Estrade J, Boiffin J, Guérif J (1999) Field study of soil compaction due traffic: pore space and morphological analysis. *Soil and Tillage Research* 51, 151-160.
- Riopel J-L, Steeves T A (1964) Studies on the roots of *Musa acuminata* cv. Gros Michel. 1. The Anatomy and Development of Main Roots. *Annals of Botany* 28, 475-490.
- Risède J, M., Simoneau P (2004) Pathogenic and genetic diversity of soilborne isolates of *Cylindrocladium* from banana cropping systems. *European Journal of Plant Pathology* 110, 139-154.

- Robinson A F, Inserra R N, Caswell-Chen E P, Vovlas N, Troccoli A (1997) Review: *Rotylenchulus* species: identification, distribution, host ranges, and crop plant resistance. *Nematropica* 27, 127-180.
- Rodriguez-Kabana R, Morgan-Jones G, Chet I (1987) Biological control of nematodes: Soil amendments and microbial antagonists. *Plant and Soil* 100, 237-247.
- Roger-Estrade J, Richard G, Dexter A R, Boizard H, de Tourdonnet S, Bertrand M, Caneill J (2009) Integration of soil structure variations with time and space into models for crop management. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 29, 135-142.
- Roy B A, Kirchner J W (2000) Evolutionary dynamics of pathogen resistance and tolerance. *Evolution* 54, 51-63.
- Saison C, Degrange V, Oliver R, Millard P, Commeaux C, Montange D, Le Roux X (2006) Alteration and resilience of the soil microbial community following compost amendment: effects of compost level and compost-borne microbial community. *Environmental Microbiology* 8, 247-257.
- Sánchez-Moreno S, Ferris H (2007) Suppressive service of the soil food web: Effects of environmental management. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 119, 75-87.
- Sánchez-Moreno S, Minoshima H, Ferris H, Jackson L E (2006) Linking soil properties and nematode community composition: effects of soil management on soil food webs. *Nematology* 8, 703-715.
- Saravanan T, Muthusamy M and Marimuthu T (2003) Development of integrated approach to manage the fusarial wilt of banana. *Crop Protection* 22, 1117-1123.
- Sasser J N (1989) Plant-parasitic nematodes: the farmer's hidden enemy. A cooperative publication of the Department of Plant Pathology and Consortium for International Crop Protection. 115 p.
- Seinhorst J (1962) Modifications of the elutriation method for extracting nematodes from soil. *Nematologica* 8, 117-128.
- Serra-Wittling C, Houot S, Alabouvette C (1996) Increased soil suppressiveness to *Fusarium* wilt of flax after addition of municipal solid waste compost. *Soil Biology and Biochemistry* 28, 1207-1214.
- Shurtelff M C, Averre III C W (2000) Diagnosing plant diseases caused by nematodes. Minnesota, APS Press. 187p.

- Siddiqi M R (2000) Tylenchida: parasites of plants and insects. CABI, Wallingford, UK. 833 p.
- Siddiqui Z A, Mahmood I (1996) Biological control of plant parasitic nematodes by fungi: A review. *Bioresource Technology* 58, 229-239.
- Sikora R, Pocasangre L, zum Felde A, Niere B, vu T T, Dababat A A (2008) Mutualistic endophytic fungi and *in-planta* suppressiveness to plant parasitic nematodes. *Biological Control* 46, 15-23.
- Simms E L, Triplett, J (1994) Costs and benefits of plant responses to disease: resistance and tolerance. *Evolution* 48, 1973-1985.
- Small R W, Grootaert P (1983) Observations on the predation abilities of some soil dwelling predatory nematodes. *Nematologica* 29, 109-118.
- Smith R S, Shiel R S, Bardgett R D, Millward D, Corkhill P, Rolph G, Hobbs P J, Peacock S (2003) Soil microbial community, fertility, vegetation and diversity as targets in the restoration management of a meadow grassland. *Journal of Applied Ecology* 40, 51-64.
- Sohlenius B (1988) Interactions between two species of *Panagrolaimus* in agar cultures. *Nematologica* 34, 208-217.
- Solhenius B, Sandor A. (1987) Vertical distribution of nematodes in arable soil under grass (*Festuca pratensis*) and barley (*Hordeum distichum*). *Biology and Fertility of Soils* 3, 19-25.
- Spaull V W, Cadet P (1991) Studies on the relationship between nematodes and sugarcane in South and West Africa: ratoon cane. *Revue de Nématologie* 14, 183–186.
- Starr J L, Veech J A (1986) Comparison of development, reproduction and aggressiveness of *Meloidogyne incognita* race 3 and 4 on cotton. *Journal of Nematology* 18, 413-415
- Stamatiadis S, Doran J W, Kettler T (1999) Field and laboratory evaluation of soil quality changes resulting from injection of liquid sewage sludge. *Applied Soil Ecology* 12, 263-272.
- Steel H, de la Peña E, Fonderie P, Willekens K, Borgonie G, Bert W (2010) Nematode succession during composting and the potential of the nematode community as an indicator of compost maturity. *Pedobiologia* 53, 181-190.
- Stirling G R, Wilson E J, Stirling A M, Pankhurst C E, Moody P W, Bell M J, Halpin N (2005) Amendments of sugarcane trash induce suppressiveness to plant-parasitic nematodes in a sugarcane soil. *Australasian Plant Pathology* 34, 203-211.

- Stoyanov, D (1973) Control of plant-parasitic nematodes of bananas by means of crop rotation and their survival in soil without a host plant. *Serie Agricultura, Academia de Ciencias de Cuba* 20, 1-8.
- Strauss S Y, Agrawal A A (1999) The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 14, 179-185.
- Sturz A V, Carter M R, Johnston H W (1997) A review of plant disease, pathogen interactions and microbial antagonism under conservation tillage in temperate humid agriculture. *Soil and Tillage Research* 41, 169-189.
- Sturz A V, Nowak J (2000) Endophytic communities of rhizobacteria and the strategies required to create yield enhancing associations with crops. *Applied Soil Ecology* 15, 183-190.
- Tabarant P, Villenave C, Risède J-M, Roger-Estrade J, Dorel M (2011) Effects of organic amendments on plant-parasitic nematodes populations, root damage and banana plant growth. *Biology and Fertility of Soils*. in press. doi: 10.1007/s00374-011-0541-9.
- Tarjan A C (1961) Longevity of *Radopholus similis* (Cobb) in host free soil. *Nematologica* 6, 170-175.
- Ternisien E, Melin P (1989) Study of rotational cropping in banana plantations. I: Assessment of the crops grown in rotation with bananas. *Fruits* 44, 373-383.
- Ternisien E, Ganry J (1990) Crop rotation in intensive banana growing. *Fruits Numéro spécial*, 98-102.
- Théodore M, Toribio J A (1995) Suppression of *Pythium aphanidermatum* in composts prepared from sugarcane factory residues. *Plant and Soil* 177, 219-223.
- Thioulouse J, Chessel D, Dolédec S, Olivier J-M (1997) ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and computing* 7, 75-83.
- Thomashow M F, 1998 Role of Cold-Responsive Genes in Plant Freezing Tolerance. *Plant Physiology* 118, 1-8.
- Thuriès L, Pansu M, Feller C, Herrmann P, Rémy J C (2001) Kinetics of added organic matter decomposition in a Mediterranean sandy soil. *Soil Biology and Biochemistry* 33, 997-1010.
- Thuriès L, Pansu M, Larré-Larrouy M C, Feller C (2002) Biochemical composition and mineralization kinetics of organic inputs in a sandy soil. *Soil Biology and Biochemistry* 34, 239-250.

- Tillman D (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75, 2-16.
- Timper P, Davies K G (2004) Biotic interactions. In: *Nematode behaviour*. R Gaugler, A L Bilgrami (Eds). CABI, Wallingford, UK. pp. 277-307.
- Tixier P, Risède J M, Dorel M, Malézieux E (2006) Modelling population dynamics of banana plant-parasitic nematodes: A contribution to the design of sustainable cropping systems. *Ecological Modelling* 198, 321-331.
- Townshend J L (1984) Anhydrobiosis in *Pratylenchus penetrans*. *Journal of Nematology* 16, 282-289.
- Towson A J, Apt W J (1983) Effect of soil water potential on survival of *Meloidogyne javanica* in fallow soil. *Journal of Nematology* 15, 110-115.
- Treonis A M, Austin E E, Buyer J S, Maul J E, Spicer L, Zasada I A (2010) Effects of organic amendment and tillage on soil microorganisms and microfauna. *Applied Soil Ecology* 46, 103-110.
- Tsai B Y (2008) Anhydrobiosis of *Pratylenchus coffeae*. *Plant Pathology Bulletin* 17, 17-24.
- Turner D W (1994). Banana and plantain. In: *Environmental Physiology of Fruit Crop*. Vol. 2, 37-64, CRC Press. pp. 206-229.
- Umesh K C, Ferris H, Bayer D E (1994) Competition between the plant-parasitic nematodes *Pratylenchus neglectus* and *Meloidogyne chitwoodi*. *Journal of Nematology* 26, 286-295.
- Vallad G E, Goodman R M (2004) Systemic Acquired Resistance and Induced Systemic Resistance in Conventional Agriculture. *Crop Science* 44, 1920-1934.
- Van der Stoel C D, Duyts H, Van der Putten W H (2006) Population dynamics of a host-specific root-feeding cyst nematode and resource quantity in the root zone of a clonal grass. *Oikos* 112: 651-659.
- van Loon L C, Bakker P A H M, Pieterse C M J (1998) Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria. *Annual Review of Phytopathology* 36, 453-483.
- Van Soest P, Robertson J, Lewis B (1991) Symposium: carbohydrate methodology, metabolism, and nutritional implications in dairy cattle. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of Dairy Sciences* 74, 3583-3597.
- Venables W N, Ripley B D (2002) *Modern Applied Statistics with S*. Springer.

- Vianene N M, Abawi G S (2000) *Hirsutella rhossiliensis* and *Verticillium chlamydosporium* as biocontrol agents of the root-knot nematode *Meloidogyne hapla* on lettuce. *Journal of Nematology* 32, 85-100.
- Villenave C, Bongers T, Ekschmitt K, Fernandes P, Oliver R (2002) Changes in nematode communities in millet farmers' fields in Senegal after enrichment by manuring. *Nematology* 5, 351-358.
- Villenave C, Cadet P (1998) Interactions of *Helicotylenchus dihystera*, *Pratylenchus pseudopratensis*, and *Tylenchorhynchus gladiolatus* on two plants from the soudano-sahelian zone of West Africa. *Nematropica* 28, 31-39.
- Villenave C, Cadet P, Pate E, NDiaye N (1997) Microcosm experiments on the development of different plant parasitic nematode fauna in two soils from the Soudanese-Sahelian zone of West Africa. *Biology and Fertility of Soils* 24, 288-293.
- Villenave C, Saj S, Pablo A-L, Sall S, Djigal D, Chotte J-L, Bonzi M (2010) Influence of long-term organic and mineral fertilization on soil nematofauna when growing *Sorghum bicolor* in Burkina Faso. *Biology and Fertility of Soils* 46, 659-670.
- Vovlas N, Ekanayake H M R K (1985) Histological alterations induced by *Rotylenchulus reniformis* alone or simultaneously with *Meloidogyne incognita* on banana roots. *Nematropica* 15, 9-17.
- Vu T T, Hauschild R, Sikora R (2006) *Fusarium oxysporum* endophytes induced systemic resistance against *Radopholus similis* on banana. *Nematology* 8, 847-852.
- Wang K H, Sipes B S, Schmitt D P (2001) Suppression of *Rotylenchulus reniformis* by *Crotalaria juncea*, *Brassica napus*, and *Tagetes erecta*. *Nematropica* 31, 235-249.
- Wardle D A, Lavelle P (1997) Linkages between soil biota, plant litter quality, and decomposition. In: *Driven by Nature: Plant litter quality and decomposition*. G. Cadisch, K E Giller (Eds). CABI, Wallingford, UK. pp. 107-124.
- Widmer T L, Mitkowski N A, Abawi G S (2002) Soil organic matter and management of plant-parasitic nematodes. *Journal of Nematology* 34, 289-295.
- Wilson D (1992) Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology* 73:1984-2000.
- Wilson D (1995) Endophyte - the evolution of a term, and clarification of its use and definition. *Oikos* 73, 274-276.

- Yeates G W (1979) Soil nematodes in terrestrial ecosystems. *Journal of Nematology* 11, 213-229.
- Yeates GW (1987) How plants affect nematodes. *Advances in Ecological Research* 17: 61-113.
- Yeates G W (2004) Ecological and behavioural adaptations. In: *Nematode Behaviour*. R Gaugler, A L Bilgrami (Eds). CABI, Wallingford, UK. pp 1-24.
- Yeates G W, Bongers T, De Goede R G M, Freckman D W, Georgieva S S (1993) Feeding habits in soil nematode families and genera - an outline for soil ecologists. *Journal of Nematology* 25, 315-331.
- Yeates G W, Wardle D A, Watson R N (1999) Response of soil nematode populations, community structure, density and temporal variability to agricultural intensification over a seven year period. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 1721-1733.
- Zasada I, Rogers S, Sardanelli S (2007) Application of alkaline-stabilized biosolids for *Meloidogyne incognita* suppression in microplots. *Nematology* 9, 123-129.
- Zhu J-K (2001) Plant salt tolerance. *Trends in Plant Sciences* 6, 66-71.
- Zullini A, Ekschmitt K (2007) Key to the Dorylaimid Genera of the World. Computer Assisted Taxonomy, Program Version 3.43.